



TITLE:

ウンシュウミカンを寄生植物とする  
カイガラムシ類の個体群動態と  
群集構造に関する生態学的研究(  
Dissertation\_全文)

AUTHOR(S):

市岡, 孝朗

---

CITATION:

市岡, 孝朗. ウンシュウミカンを寄生植物とするカイガラムシ類の個体群動態と群集構造に関する生態学的研究. 京都大学, 1993, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1993-05-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3092141>

RIGHT:

新 制
農
657
京大附図

ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ類の  
 個体群動態と群集構造に関する生態学的研究

1993

市岡孝朗

ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ類の  
個体群動態と群集構造に関する生態学的研究

1993

市岡孝朗

# 目 次

## 1 章 序論

1. 緒言	1
2. 生活史の概要	7
(1) カイガラムシ	7
(2) 天敵	12
(3) アリ	13
3. 調査地	14
4. ウンシュウミカンの樹内構造に関する用語の定義	20

## 2 章 構成種の個体群動態と群集構造の時間的变化

1. 緒言	22
2. 方法	22
3. 結果	25
(1) カイガラムシ7種の個体数変動	25
(2) 優占3種個体群のグレイドの時系列変動	32
4. 考察	35

## 3 章 寄主植物個体内における構成種の空間分布

1. 緒言	41
2. 方法	43
3. 結果	44
(1) カイガラムシ各種の利用部位	44
(2) $m-m$ 回帰関係にみられる優占3種の集中度の比較	48
(3) 株を単位とした場合の優占3種の種間平均こみあい度	53
4. 考察	54

## 4 章 カイガラムシの個体群動態と群集構造に与える天敵の効果

1. 緒言	58
2. 方法	59
3. 結果	65
(1) カイガラムシ各種を攻撃する捕食者	65
(2) カイガラムシに対するヒメアカホシテントウの餌選好性	69
(3) カイガラムシ各種の増殖(生存)率にあたる天敵除去の効果	72
(4) サンプリング調査の結果に基づくカイガラムシ各種に対する捕食、寄生率の年次変動	81

(5) 固着性カイガラムシ3種に対する捕食、寄生の密度依存性	87
4. 考察	91
5章 アリとの共生的関係	
1. 緒言	97
2. 方法	98
3. 結果	103
(1) カイガラムシの天敵に対する随伴アリの反応	103
(2) 随伴アリを除去した場合のカイガラムシの増殖・生存率と寄生率の変化	108
4. 考察	111
6章 寄主植物の個体内異質性が定着場所選択に及ぼす影響	
1. 緒言	118
2. 方法	120
3. 結果	125
(1) 定着場所の選好性	125
(2) 定着後の生存過程	130
(3) 定着時の密度がルビーロウムシのその後の生存と産卵数に与える効果	135
4. 考察	138
7章 寄主植物を介した種間競争	
1. 緒言	143
2. 方法	145
3. 結果	149
(1) 寄主植物の株を単位としたツノロウムシからルビーロウムシへの置換	149
(2) 調査地全体を単位としたツノロウムシからルビーロウムシへの置換傾向	149
(3) 前年のルビーロウムシの生息場所利用が 翌年のツノロウムシの生存・繁殖におよぼす影響	152
4. 考察	155
8章 総合考察	159
要 約	166
謝 辞	169
引用文献	170

# 1 章 序論

## 1. 緒言

生物群集の構造を決定する機構についてこれまでに多くの仮説が提出されてきた。特に、群集構成種それぞれの個体数を決定する機構や生物群集の安定性・多様性を維持している機構すなわち多種共存機構や多様性を左右する要因などについて大きな関心が払われてきた。

Hutchinson (1959) は、Elton (1927) のニッチ概念を拡張して、群集を構成する種が占めるニッチを、様々な要因についての座標軸で定義される多次元空間上の位置として表現し、群集内の構成種が異なるニッチ空間を占めていることをしめすことによって、群集の多様性を説明しようとした。MacArthur & Levin (1967), MacArthur (1972) は、Hutchinson (1959) のニッチ概念を基礎に、群集構造の決定や構成種間の資源分割の在り方を決定する機構として、Lotka (1925) - Volterra (1926) の種間競争モデル、Gause (1934) による競争排除則を前提とした種間競争を重視した。そこでは、生物種間には競争が絶えずはたらいっているために、多くの群集は構成種によって飽和しており、構成種相とそれぞれの個体群サイズで示される群集構造は時間的に大きな変動はなく、平衡に達しているという見方がとられた。いわゆる、競争 - 平衡モデルと呼ばれる群集観、群集研究のアプローチである。こうした切り口による群集論は、その論理の単純さと明快さに支えられて、理論的に大きく進展するとともに（例えば、May, 1973, 1975など）、さまざまな動物群集の解析に応用された。そうして、競争 - 平衡モデルの妥当性を裏付けるために、競争 - 平衡を仮定した場合に予想される群集構造と実際の群集構造との類似度の検討がなされた。そしてその結果、いくつかの野外の生物群集において、競争 - 平衡によって群集の安定性が維持され、その多様性が決定(制御)されていることがしめされた（Cody, 1968; Schoener, 1974; Diamond, 1975; Emmons, 1980; Pyke, 1982; Case et al., 1983; Moulton & Pimm, 1983など）。

しかし、野外生物群集における競争 - 平衡モデルの妥当性をしめしたDiamond

(1975)の研究などに対して、種間競争を前提としない、競争 - 平衡モデルに対する帰無モデルが設定されていないという批判がなされ、改めて、群集構成種の資源利用が独立にランダムに決まっているとする、帰無モデルによる群集解析がなされた。すると、すでに競争 - 平衡モデルの妥当性が検証された群集を含めて、多くの生物群集では、構成種間の相互作用を仮定しない帰無モデルによっても十分説明されることがしめされ、種間競争の重要性が実証されたという見解に疑問が投げかけられた (Connor & Simberloff, 1979、他に Strong et al., 1979も別の鳥類群集について帰無モデルを適用して同様の結論を得た)。これに対して、Diamond & Gilpin (1982), Gilpin & Diamond (1982, 1984) は、こうした帰無モデルでは、個々の生物の特性や種間関係のあり方に関する情報はほとんど無視されており、現実の生物群集とかけ離れた、意味のないものであると反論した。また、群集の範囲や構成種個々の時間的空間的な異質性を考慮すると、厳密な帰無モデルの作成自体が困難なものになることもしめされた (Harvey et al., 1983)。競争 - 平衡モデルとその帰無モデルをめぐる論争が交えられるなかで、群集構造を決定する要因の解析には、群集内の詳細な種間関係のあり方や各構成種の生活様式・資源利用様式の特性に関する情報を考慮しなければならないとの合意が形成されてきた (Caswell, 1976; Strong, 1983; Begon et al., 1986)。

MacArthur以来の理論的發展に支えられ、競争 - 平衡モデルは、さまざまな生物の群集解析に応用された。しかし、そうした研究では安易に競争 - 平衡モデル（それが前提としている条件）を受け入れてしまう傾向が強く、種間競争以外の生物種間の関係や群集を構成する個々の種の生活特性、進化的な背景、その他の競争 - 平衡の前提条件を崩す攪乱要因を無視してしまいがちであった。帰無モデルは、そうした無批判な競争 - 平衡モデルの適用に反省をせまるものであったが、それに代わる、群集の動態を予測するモデルや構造決定のメカニズムに関する有効な仮説は提示しなかった。

競争 - 平衡に対して「非平衡」と呼ばれる群集観においては、競争 - 平衡の前提条件を崩す数多くのさまざまな攪乱要因が作用しているのが常態であると考え

(Menge & Sutherland, 1976; Connell, 1979; Caswell, 1978; Huston, 1979; Paine, 1980; Connell & Sousa, 1983; Roughgarden, 1983; Strong, 1983; Price, 1984; Shorrocks et al., 1984;

Chesson & Case, 1986)。そこでは、競争 - 平衡モデルあるいは帰無モデルの双方で詳しく扱われることのなかった、種間競争以外の、たとえば捕食・寄生、相利共生、生物学的・物理的環境の時間的変動、空間構造の異質性などの様々な要因を種間競争と共に群集の様々な特性と関連させて、群集構造の決定機構を解明しようとする。

実際に、群集構造の決定に果たす種間競争の役割の重要度は、群集の栄養段階や環境の安定性によって大きく異なっていることが、野外生物群集における数多くの実証的研究の蓄積により明らかになってきた (Connell, 1983; Schoener, 1983)。たとえば、栄養段階の低い植食者群集では、捕食の作用を強く受けるため、肉食者群集にくらべて競争の重要度は低いことがしめされている (Schoener, 1983; Connell, 1983)。また、捕食・寄生の作用が、頻度依存的な捕食や競争優位種に対する選択的捕食などにより、種間競争を妨げて群集の多様性維持に貢献したり、群集内の優占度を決定したりしていることもいくつかの群集で明らかにされた (Paine, 1966; Lubchenko, 1978; Sih et al., 1985)。物理的環境要因の変動、撓乱作用などの役割についても、いくつかの生物群集によって実証されつつある (Connell, 1978; Huston, 1979; Sale, 1979; Paine, 1980; Paine & Levin, 1981; Sale & Douglas, 1984; Pickett & White, 1985)。

様々な進化的背景をもつ多数の生物種からなる現実の群集には、きわめて多様な生態学的な過程が関与している。そして、以上にしめたように、それぞれの過程の相対的重要度も一様でない。そうした群集というものを理解するためには、非平衡的な群集観にもとづく解析がもっとも有効であると思われる。具体的には、多様な要因の把握が必要であるため、構成種個々の個体群過程やそれに関与する種間相互作用の具体的なあり方を解明する必要がある。ここで、個体群生態学的手法が有効となる。

個体群研究では、現在までに、食う—食われる関係のメカニズムの解明あるいは捕食・寄生を中心とする制御機構による個体群の動的平衡 (Nicholson, 1957; Solomon, 1964、対して Andrewartha & Birch, 1954; Strong, 1986; den Boer, 1987 はその存在を否定)、個体群の変動幅や安定性の問題 (May, 1973) などに関連して、数多くの動物種の個体群動態が長期的に調べられてきた (たとえば、MacLulich, 1937; Lack, 1954; Kuno & Hokyo, 1970; Dempster & Lakhani, 1979; Ohgushi, 1986; Southwood et al., 1989 など、総説



にConnell & Sousa, 1983; Stiling, 1988; Hassell et al., 1989 などがある)。特に、周期的に大発生する動物種においては、大発生のメカニズムや周期性のメカニズムの解明のため、多くの研究者が長期的に個体群を追跡してきた (MacLulich, 1937; Dempster & Lakhani, 1979)。また、農業害虫・森林害虫として重要な種類を数多く含む植食性昆虫では、害虫発生予察や生物学的防除をおこなうために必要な情報を得るため、様々な種類の個体群の動態が研究されてきた (Barbosa & Schultz, 1987; Berryman, 1988 など)。

しかし、個体群研究では、動物個体群を制御する要因としての密度依存的過程の重要性をめぐる論議に関心が集中し、個体群過程に関与する多様な要因の解析が十分におこなわれない傾向が長く続いた (Strong, 1984b; Hassell, 1986)。近年になり、対象とする生物の進化的な背景や、資源や種間相互作用の時間的空間的な変動と、個体群動態の特性との関係を扱った研究が徐々に見られるようになってきた (たとえば Price et al., 1990)。ただし、多くの個体群研究では、普通、個体数の多い、単数あるいは少数種のみを対象としているために、その成果が、群集構造の解析に生かされた例はほとんどない。個体群の制御機構を解明しようとする指向は数々の重要な成果を上げた (May, 1981; Price et al., 1990) もの、直接的な制御要因の特定から踏み出して、群集レベルの特性や多くの種間関係で結ばれる食物網の機能を問題にすることはほとんどなかったといえる。しかし、可能なかぎり多くの群集構成種を対象として、それらの個々に対して個体群研究の手法を適用すれば、非平衡群集論の目指す、群集にはたらく多様な要因、生態学的過程の解析が可能となるだろう。さらに、少数種の個体群研究からは見通すことのできない、以下に述べるような、複数の種間関係の間の相互作用、間接効果の実態も解明することが可能になる。

いくつかの実証的研究により、間接効果が群集構造の決定に果たす重大な効果が解明されつつある。たとえば、Schoener らの一連の研究 (Schoener & Spiller, 1987; Schoener, 1988; Spiller & Schoener, 1988) では、低次捕食者 (クモ) を餌とする高次捕食者 (トカゲ) の増加が、クモの個体数を減らし、それら共通の餌となっているマングローブの植食性昆虫の個体数の増加をもたらすことをしめした。また、Brown らの

一連の研究 (Brown & Davidson, 1977; Brown et al., 1979, 1986; Brown & Heske, 1990) では、植物の種子をめぐる非対称な競争関係にある複数の植食者 (アリとネズミ) が、長期的には、それぞれが選択的に利用する植物の種間競争を妨げてそれらの植物個体群の存続、共存を促すことによって「間接的」共生関係にあることが示唆された。寄主植物を介して競争関係にある植食者 (Hunter, 1992) や、寄主植物の質、分布のあり方が植食者の個体群、群集構造を通じて捕食者にあたえる影響 (Price et al., 1980; Karban et al., 1987; Hawkins, 1988; Hawkins et al., 1990; Barbosa et al., 1991; Price, 1992) についても近年明らかになりつつある。

以上にしめたように、群集レベルの特性、現象には、多様で複雑な要因が関与していると考えられる。しかし、いわゆる非平衡群集論的な観点から、複数の種の個体群動態を追跡して、それに関与する多様で複雑な要因を解明し、それらを群集レベルの現象と関連させて包括的に評価した研究は、これまでにほとんどおこなわれてこなかった。

本研究においては、ウンシュウミカンを寄主植物とし、その植食者として主要な位置を占めるカイガラムシ群集を材料に、それぞれの個体群過程、個体群動態を追跡しつつ、特にこれらの群集に関連する生物種間の関係の実態に注目し、いかに多様な要因が生物群集の構造決定に関与しているかを実証的に明らかにすることを試みた。具体的には、はじめに群集構造の特性を概観した後、各構成種の個体群過程とそれに関与する種間競争、捕食、寄主植物との相互作用、アリとの相利共生的関係などの種間関係を詳細に把握し、それらの特性が群集構造におよぼす影響を評価した (以下に詳述)。

まず、2章において、群集を構成する7種のカイガラムシの12年間の個体群動態をしめし、個体数で示される群集構造の時間的な変化をみた。次に3章で、各構成種の寄主植物 (ウンシュウミカン) での資源利用様式と空間分布の特性を明らかにした。

4章では、捕食の作用が群集構造に及ぼす影響、特に構成種の個体数順位の決定に捕食がどのような役割を果たしているのかを解析した。植食者群集においては、植食者が捕食の作用を強くうけるため、種間競争が生じるレベルまで構成種の個体群サイ

ズが増加することが少なく、競争の重要性は小さいとの説明がなされてきた

(Hairston et al., 1960)。実際に、数々の植食性昆虫で、種間競争に対する捕食作用の相対的重要性が実証されてきた (Hairston et al., 1960; Lowton & Strong, 1981; Menge & Sutherland, 1976; Strong, 1983; Sih et al., 1985)。しかし、群集レベルの特性にあたる捕食作用の効果を実証的にしめした研究は、いくつかの生物群集で見られるものの (Paine, 1966; Lubchenco, 1978; Schoener, 1988, Spiller & Schoener, 1988)、特に植食性昆虫群集ではほとんどみあたらない (Lawton, 1986)。

5章では、アリとの相利共生的関係が構成種の個体群動態、群集構造に及ぼす影響について検討する。対象としたカイガラムシのいくつかの種は、余剰な水分や糖분을甘露 (honeydew) として常時排泄している。この甘露をアリ類のいくつかの種が採餌しており、時に、カイガラムシの個体あるいは集団にアリ個体が随伴する。この場合、随伴するアリはカイガラムシを天敵の攻撃から防御することがしばしば観察される。このように、アリとカイガラムシの間には、甘露の提供と天敵からの防御という相利共生的な関係が成立している可能性がある。こうした関係は、半翅目の昆虫でも数多く報告されている (Way, 1963; Boucher et al., 1982; Buckley, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990) が、この相利共生的関係と半翅目昆虫の個体群あるいは群集レベルの現象を関連させて検討した実証的研究はこれまできわめて少ない。

6章では、カイガラムシと寄主植物の相互関係を解析し、寄主植物の個体内異質性が、カイガラムシの定着場所選択に与える影響と、カイガラムシの食害が寄主植物の質的条件にあたる効果を明らかにした。さらに、こうした相互関係のあり方が、カイガラムシ個体群動態、群集構造におよぼす影響を検討した。近年、寄主植物と植食性昆虫の相互作用系に関する研究が進展し、これまで均質であると考えられていた寄主植物にも、植物個体群内、個体内に遺伝的変異を含めた大きな変異性のあることが明らかになり、それによって植食者が大きな影響を受けることが明らかになってきた (Ehlich & Raven, 1964; Feeny, 1970, 1975; Rhoades, 1979, 1985; Crawley, 1983; Whitham et al., 1984; Karban, 1987; Bryant et al., 1989; Karban & Myers, 1989; Kearsley & Whitham, 1989)。たとえば、植物資源が枯渇するレベル以下でも、植食者の食害によって寄主

植物の質的条件が大きく変化することによって、植食者の生存・繁殖が低下するといった事例が多数報告されている。これらの事実は、植食者間の種内・種間競争を改めて検討する必要をしめしている。

7章では、寄主植物を介したカイガラムシ種間の競争について解析した。6章では、カイガラムシと寄主植物の1対1の相互関係を解析したが、ここでは、それらの相互の関係を解析し、ある種のカイガラムシの食害が寄主植物の質的条件を低下させて、他のカイガラムシと寄主植物の相互関係のあり方を変化させることによって、2種のカイガラムシが間接的に競争関係にあることを明らかにした。植食性昆虫の研究では、これまで捕食作用が個体群制御にはたす役割の解明に重点のおかれてきたため、こうした競争関係のあり方を実証的にしめた研究はきわめて数少ない。

最後に8章で、以上で解析した、捕食、アリとの共生的関係、寄主植物との相互作用、寄主植物を介した種間競争のそれぞれが群集構造にあたえる効果について包括的に検討した。そして、現実の群集構造を研究する上での多元論的解釈、非平衡群集観の有効性を強調するとともに、個別の個体群研究からは見通すことのできない複数の種間関係の間の相互作用、間接効果の群集構造決定における重要性をしめた。

本研究の対象とした7種のカイガラムシには、ヤノネカイガラムシ、ルビーロウムシ、イセリアカイガラムシなど、柑橘栽培上重要な害虫が含まれており、応用的な必要から、生活史特性、個体群パラメーター、防除技術に関して数多くの研究がなされている。しかし、それら個々の個体群特性、個体群過程を、多様な種間関係で結ばれる「食物網」のなかに位置づけて、それらの構成種を包括した群集構造とその決定機構を解析した研究はほとんどない。農業生態系における、害虫を含む植食性昆虫の群集構造の決定機構の解析は、柑橘害虫管理の実践面に対しても、総合的害虫管理（IPM）システム確立の基礎となる有益な知見をもたらすものと思われる。

## 2. 生活史の概要

### (1) カイガラムシ

本研究では、ウンシュウミカンを寄主植物とする、半翅目カイガラムシ上科 (Homoptera, Coccoidae) に属する7種のカイガラムシ (表1-1) を扱った。

ヤノネカイガラムシ *Unaspis yanonensis* (KUWANA) は、中華人民共和国の揚子江流域が原産地で、日本には20世紀初頭に侵入した。1907年に長崎県での発生が確認されてから1930年ごろまでに主要な柑橘生産地に分布を広げ、現在に至るまで、日本の柑橘栽培にとってもっとも重要な害虫となっている (大串, 1969)。1980年までは有効な天敵が日本には存在しておらず、何らかの防除手段を講じない限り、ウンシュウミカン園に侵入したヤノネカイガラムシは急激に個体数を増やし、2、3年で樹を枯らしてしまうのが常であった。1980年に静岡県柑橘試験場の研究グループがヤノネカイガラムシの原産地より2種の寄生蜂を導入し、それらの寄生蜂のすぐれた防除効果を確

表1-1 調査対象としたカイガラムシ7種とその分類学上の所属。分類、配列は河合 (1980) に従った。

半翅目	Hemiptera
同翅亜目	Homoptera
カイガラムシ上科	Coccoidea
ワタフキカイガラムシ科 イセリアカイガラムシ	Margarodidae <i>Icerya purchasi</i> MASKELL
コナカイガラムシ科 ミカンヒメコナカイガラムシ	Pseudococcidae <i>Pseudococcus citriculus</i> GREEN
カタカイガラムシ科 ヒラタカタカイガラムシ カメノコロウムシ ツノロウムシ ルビーロウムシ	Coccidae <i>Coccus hesperidum</i> LINNE <i>Ceroplastes japonicus</i> GREEN <i>Ceroplastes ceriferus</i> (FABRICIUS) <i>Ceroplastes rubens</i> MASKELL
マルカイガラムシ科 ヤノネカイガラムシ	Diaspididae <i>Unaspis yanonensis</i> (KUWANA)

認している（西野・高木, 1981; Furuhashi & Nishino, 1983）。本調査地への導入については後述する。ヤノネカイガラムシは、調査地のある和歌山県北部においては年2ないしは3世代をくりかえし、越冬にはいる11月中旬には第2世代と第3世代が混在する（図1-1(a)）。明確な越冬態はもっておらず、さまざまな発育段階のものが越冬初期には見られるが、成熟成虫以外の発育段階の個体はほとんどが越冬中に死亡するものと思われる（大串, 1968）。雌個体は、定着後まもなくロウ物質でできたウロコ状の被覆物（カイガラ）を虫体の表面に形成しはじめ、成長にともなってそれを発達させる。幼虫で2令期を経過した後、成虫となるが、成虫となっても成長を続け、産卵を開始するまで、虫体、カイガラ共にサイズが大きくなる。成熟した雌成虫のカイガラは非常に強固なものであり、一部のカイガラムシ食のテントウムシ類や本種を特異的に寄主としているコバチ類以外の天敵の攻撃を防ぐのに有効である。雄個体は雌個体と著しく形態の異なる、綿状の被覆物を定着後より形成する。雌のカイガラにくらべて構造的に弱く、雌個体よりも、捕食性天敵の攻撃を高頻度に受けている。雄は、2令期の幼虫を経過した後、蛹となり、成虫になるとき羽化してカイガラから脱出する。雄成虫は飛翔して雌を探索し、交尾する。

ルビーロウムシ *Ceroplastes rubens* MASKELLとツノロウムシ *C. ceriferus* (FABRICIUS) はきわめて広範囲の植物種を寄主とするが、好適な寄主植物は多くなく、両種にとってウンシュウミカンはもっとも生息に適した植物と考えられる（大串, 1969, 1986）。両種共に東南アジアを中心としてアジア全域の熱帯、温帯に広く分布するが、ツノロウムシは日本在来種と考えられているのに対し、ルビーロウムシは19世紀末に日本に侵入した（大串, 1969）。両種とも成虫で越冬し、年1化。ツノロウムシが6月中旬から7月中旬、ルビーロウムシが6月下旬から7月下旬にかけて産卵する（図1-1(b)）。また、両種の雄が発見されることはきわめて稀で、いずれの種も単為生殖により繁殖していると考えられている（河合, 1980）。

以上の3種はいずれも固着性であり、ヤノネカイガラムシの雄成虫が配偶するため移動するほかは、移動・分散の可能な時期が孵化直後の数時間に限られている（図1-1(b); 大串, 1969）。

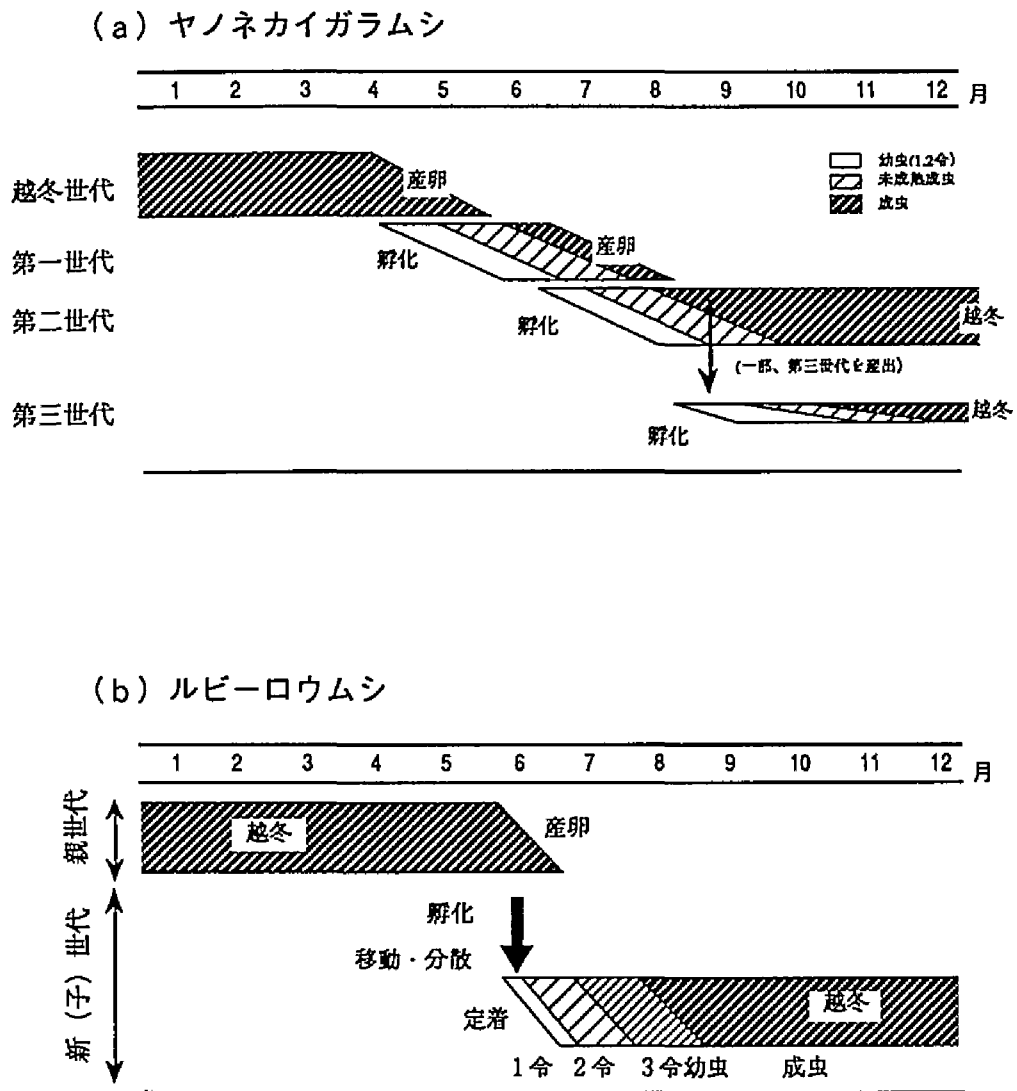


図 1 - 1 ヤノネカイガラムシ(a)とルビーロウムシ(b)の生活環の概略。

残りの4種、イセリアカイガラムシ *Icerya purchasi* MASKELL、ミカンヒメコナカイガラムシ *Pseudococcus citricurus* GREEN、ヒラタカタカイガラ *Coccus hesperidum* LINNE、カメノコロウムシ *Ceroplastes japonicus* GREEN は、移動性で、しばしば定着場所を変える。しかし、孵化直後の分散期以外は移動距離、移動頻度は他の植食性昆虫にくらべて限定されており、筆者による観察によれば、多くの場合、1個体が生涯の間に移動する機会は最高20~30回程度で、ほとんどの場合が数回以下であると推定される。

カメノコロウムシは、固着性のルビーロウムシ、ツノロウムシと同属で、年世代数、越冬態、孵化時期などの生活史特性はその2種とほぼ等しいが、移動性で雄を産出し有性生殖をおこなう点が大きく異なっている。他の3種の移動性カイガラムシと異なり、ロウムシ属の他の2種と同様、比較的強固なロウ状の被覆物（カイガラ）を形成する。草本・木本を問わず幅広い分類群におよぶ植物を寄主植物として利用しており、特に都市環境下でよく発生する（河合, 1980）。

イセリアカイガラムシは、和歌山県北部では、年2世代から3世代をくりかえす。初春には、終令幼虫や成虫しか見られず、初夏にかけて发育段階が比較的そろっているが、世代を経るごとに发育段階がばらつき越冬直前にはすべての发育段階のものがみられる。越冬中に成虫以外の发育段階の個体の多くは死亡するものと考えられる。原産地はオーストラリアで（Caltagirone & Douth, 1989）、日本には1908年に侵入した（大串, 1969）。侵入後、またたくうちに日本の柑橘栽培地に分布を拡げ、柑橘生産に大きな被害を与えたが、ベダリアテントウが導入（次項参照）されてからはほとんど被害が発生しなくなった（大串, 1969）。体表の背面には微細で脆いロウ状の長い毛（時に体長の2倍以上）が生えており、虫体の表面はロウ状の粉末でうすく覆われているが、強固な構造をもったカイガラは形成されない。雌成虫は腹面側に綿布状のロウ物質でできた卵嚢を形成し、そのなかに産卵する。寄主植物の範囲はきわめて広く、カンキツ類以外に、300種を越す寄主植物が記録されている（大串, 1969）。

ヒラタカタカイガラムシは、和歌山県北部では、年間3世代から4世代をくりかえす。1年を通じて、様々な发育段階のものが観察され、暖地ではさらに世代数が増える（河合, 1980）ことから、一定の越冬態はもっていないと思われる。本種には、雄



が確認されておらず、単為生殖で繁殖している（河合, 1980）。本種は、ロウ状物質などを分泌して被覆物を形成することはないが、背面がやや堅くなり（特に成熟した成虫で硬化が強い）、また虫体がウロコ状になって、他のカイガラムシのように、間隙をつくることなく寄主植物に固着する。カンキツ類以外にも多くの寄主植物が知られる（河合, 1980）。

ミカンヒメコナカイガラムシは、和歌山県北部では、年3世代から4世代をくりかえす。前種同様、個体群内の各個体の発育段階は大きくばらついており、越冬期間中に成虫個体の割合がやや増えるほかは、季節を通じて様々な発育段階のものが見られる。体表は粉状のロウ状物質で覆われるが、しっかりした構造をもつカイガラは形成されない。しばしば数個体から数十個体が折り重なるように密集したコロニーを、樹皮のわれ目の中や、葉のしわの中などに形成する。虫体の腹面側、寄主植物組織と虫体の間に、綿状の卵嚢がつくられ、そこに卵が産みこまれる。孵化してまもない個体は、分散する前にしばらく卵嚢内にとどまり、また卵嚢から脱出した後も、親世代が形成したコロニーにとどまる。

## （2）天敵

7種のカイガラムシの天敵として、調査地では、未同定のものを含めて、8種の捕食寄生蜂と5種のテントウムシ、その他3種の捕食性昆虫が比較的高い頻度で確認され、これらを調査対象とした（詳しくは4章参照）。その他の天敵は数が非常に少なく、捕食行動を詳しく知ることができなかったので調査対象から外した。

ヒメアカホシテントウ *Chilocorus kuwanae* SILVESTRI（鞘翅目: テントウムシ科）は調査地においてもっとも個体数の多いカイガラムシ食の捕食者で3月初旬から12月上旬まで活動中の成虫を観察することができる。幼虫、成虫ともに7種すべてのカイガラムシを捕食するが、分厚いロウ状のカイガラをもったロウムシ属の3種を攻撃することは稀である。調査地では、ヤノネカイガラムシを捕食しているところをしばしば観察した。

ベダリアテントウ *Rodolia cardinalis* MULSANT（鞘翅目: テントウムシ科）はイセリ

アカイガラムシの生物学的防除の成功例として有名な導入天敵である（Doutt, 1964; Caltagirone & Doutt, 1989; DeBach & Rosen, 1991）が、調査地においても頻繁にイセリアカイガラムシを攻撃しているところが観察された。

ルビーアカヤドリコバチ *Anicetus beneficus* Ishii et Yasumatsu、ツノロウアカヤドリコバチ *A. ceroplastis* Ishii、カメロウアカヤドリコバチ *A. ohgushi* Tachikawa（膜翅目：トビコバチ科）はロウムシ属3種のカイガラムシ、ルビーロウムシ、ツノロウムシ、カメノコロウムシをそれぞれ選択的に攻撃する年2化性の寄生蜂である（Tachikawa, 1955, 1958; Ohgushi, 1958）。いずれの種も、越冬世代の成虫が越冬を終えた寄主の成虫個体から羽化する（調査地では、ルビーアカヤドリコバチは5月下旬から7月中旬、ツノロウアカヤドリコバチは6月上旬から7月中旬、カメロウアカヤドリコバチは5月上旬から6月上旬にかけて寄主から脱出する）。羽化した成虫は、1ヶ月以上活動し（Ohgushi, 1958）、それぞれの寄主の2令幼虫に産卵する。ルビーアカヤドリコバチとツノロウアカヤドリコバチの場合、産みつけられたこれら第1世代の個体のほとんどが寄主が3令幼虫になった時期に急速に成長し、8月下旬から10月上旬にかけて、寄主が3令幼虫あるいは成虫に達した時期に羽化する。カメロウアカヤドリコバチでは、半数以上の個体が、7月下旬から8月中旬にかけて、寄主が2令幼虫の間に羽化してくる。羽化した第1世代の成虫は、寄主の成虫（カメロウアカヤドリコバチの場合には3令幼虫に可能性もある）に産卵して、越冬後に成長する。おそらく、卵のまま寄主の虫体内あるいはカイガラの内側で越冬しているものと思われる。

ヒラタカタカイガラムシには2種のコバチの寄生が確認された。調査地ではいずれの種も年2世代以上をくりかえすが、詳しい生活史はあきらかになっていない。いずれの種類も1個体の寄主に複数の同種個体が同時に寄生する。

ミカンヒメコナカイガラムシにも寄生蜂が確認されているが（現在のところ未同定）、寄生率はきわめて低い。

### （3）アリ

ヤノネカイガラムシを除く6種のカイガラムシは糖分をふくむ甘露（honeydew）を

排泄する。いく種かのアリがこの甘露を採餌し、場合によってはカイガラムシのコロニーに随伴したり天敵を防衛したりする。調査地においては、4種のアリ、アミメアリ *Pristomyrmex pungens* MAYR、クロオオアリ *Camponotus japonicus* MAYR、クロヤマアリ *Formica japonica* MOTSCHULSKY、トビイロケアリ *Lasius niger* (LINNAEUS) (以上、京都大学生態学研究センターの安部啄哉博士の同定による；日本蟻類研究会, 1991, 1992)、がカイガラムシの甘露を採餌していた。これらのうちトビイロケアリとアミメアリは主に樹上で採餌活動をしており、ウンシュウミカンに寄生するアブラムシ類の排出する甘露も採餌していた。他の2種は主に地上で採餌しており、カイガラムシの甘露を採餌する個体数、頻度は先の2種にくらべて少なかった。トビイロケアリはしばしば、砂粒や枯葉の断片などを使って、ウンシュウミカンの幹に、断面が半円となるトンネル状のシェルター (shelter) を地中にある巣の出入り口から拡張し、長径が8~30mm程度のドーム状のビバーク (bivouac) を枝の分岐点や葉柄の根元に設営した。

### 3. 調査地

本研究におけるすべての個体数調査、野外観察、サンプリング、一部の野外実験は和歌山県海草郡下津町大窪にある仲田芳樹氏所有のウンシュウミカン園 (北緯 34° 6' 4", 東経 135° 12' 27", 標高 300 m, 0.5 ha, 図1-2) でおこなった。このミカン園は1973年に開墾され、この年にウンシュウミカン *Citrus unshiu* MARC. の興津早生の苗木 (3年生) が505本新植された。約90%以上の株が順調に成育し (図1-2、表1-2、図1-3)、1983年以降現在に至るまで、果実の商業的な生産が続いている (図1-4、Itioka et al., 1992)。調査地は西向きの傾斜地 (勾配270%) で、東側はアカマツ、コナラ、ヤマザクラなどから成る二次林、西側は、後で述べる実験用のウンシュウミカン園 (実験園) を挟んで、慣行的な方法によって栽培されているウンシュウミカン園と接している。

調査地は開園以来、仲田芳樹氏により、省農薬栽培によって管理されてきた (表1-3)。ヤノネカイガラムシは何らかの防除をおこなわないと爆発的に増殖してウン

シユウミカンを枯らしてしまうので（大串, 1969; Inoue & Ohgushi, 1976）、1978年以降1985年に至るまで、Inoue & Ohgushi (1977)の方法にしたがいマシノ油乳剤を年1度冬期に散布することによってヤノネカイガラムシの増殖を抑えた。マシノ油乳剤は、化学的な作用でなく、油膜をヤノネカイガラムシの体表に作ることによって物理的に

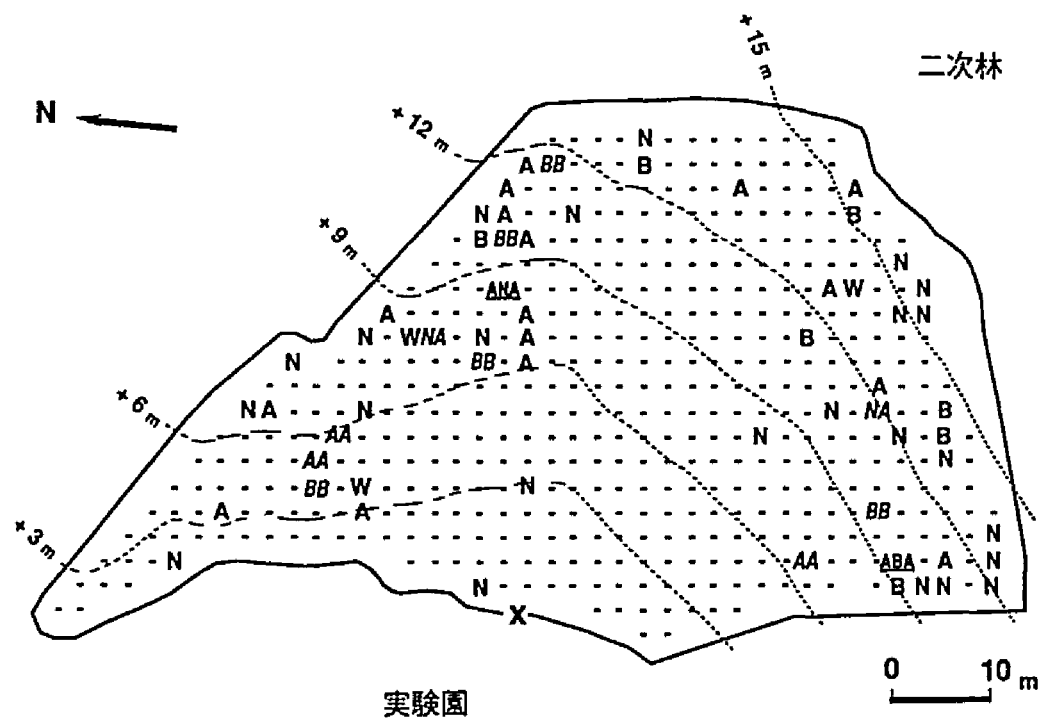


図1・2 調査地の概略図。文字または記号は株の位置を表す。"- "記号は一度も枯死しなかった株を表し、アルファベットは1989年までに枯死した株の枯死の原因を表す（A; ヤノネカイガラムシによる枯死, B; ゴマダラカミキリによる枯死, W; 風倒, N; 原因不明）。ただし、同じ場所で2回あるいは3回株が枯死した場合はそれぞれイタリック文字、下線文字で示してある。Xの地点を基準にした等高線を点線で示した。

表1 - 2 調査地における1980年から1991年までのウンシュウミカン503株の死亡（枯死）状況。

死亡要因	年 次												合計	%
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991		
ヤノネカイガラムシの大発生	3	0	8	3	3	1	4	2	3	1	0	0	28	0.47
ゴマダラカミキリの穿孔	5	0	0	1	2	3	1	0	5	1	21	10	49	0.82
風倒	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	5	0.08
不明	0	14	5	1	0	3	1	0	0	3	0	0	27	0.45
全死亡の合計	8	15	13	5	5	9	6	2	8	5	22	11	109	1.82
生存株	493	487	481	488	493	489	492	499	493	492	480	489	5876	98.18
合計	501	502	494	493	498	498	498	501	501	497	502	500	5985	100.00
株の欠損*	2	1	9	10	5	5	5	2	2	6	1	3	51	

\* 以前に死亡（枯死）していながら、11月のグレイド調査時までに補植されていない株を表す。

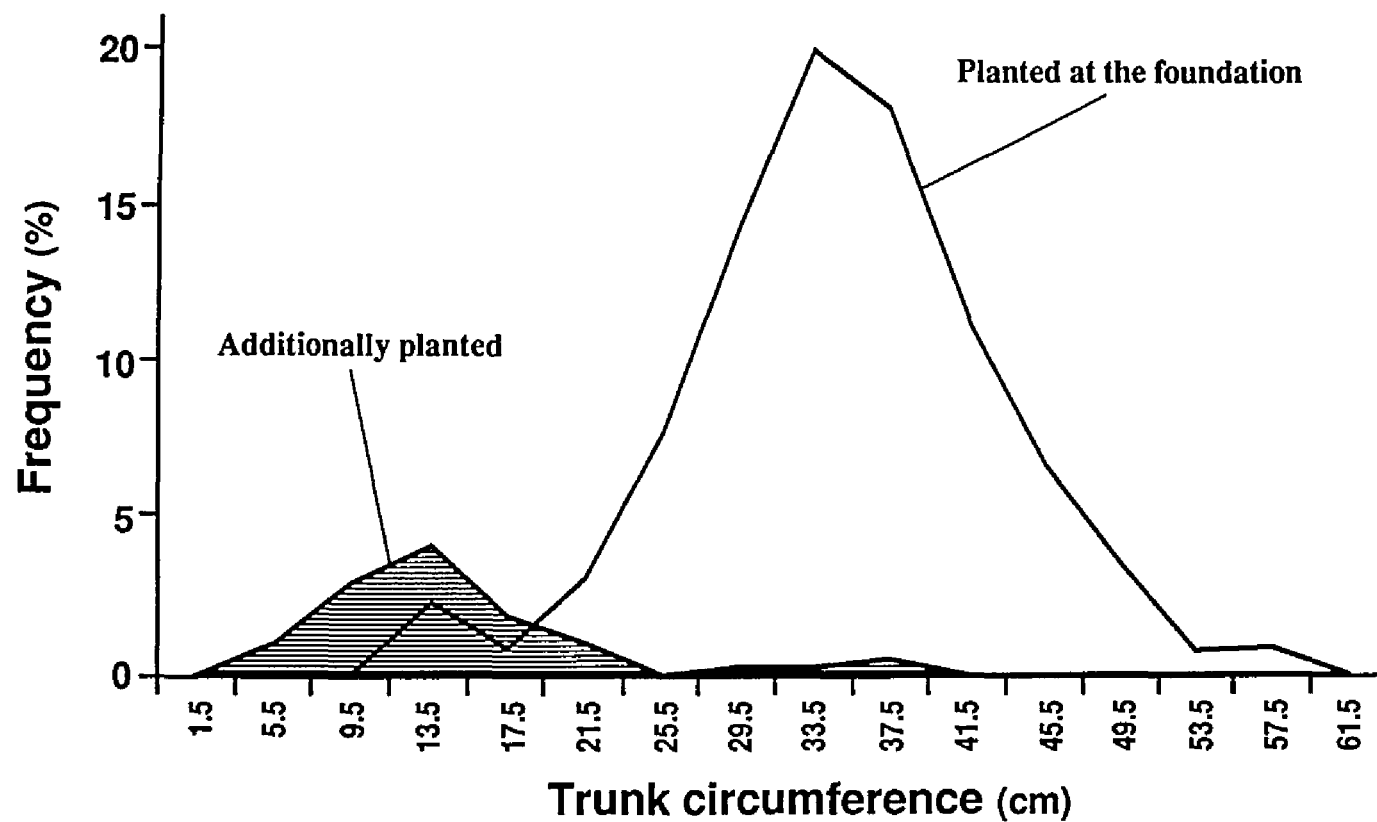


図 1 - 3 調査地のウンシュウミカン の 1989 年 11 月における根元の幹の直径の頻度分布。途中で枯死があり補植した株については別に示した。横軸には 4 cm ごとの区間の中央値を表示した。

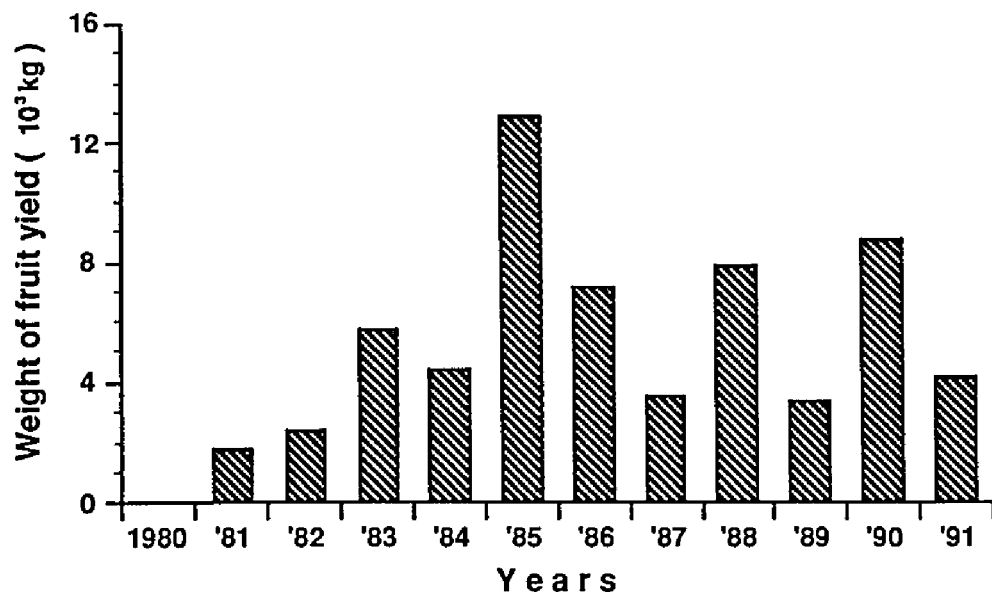


図1 - 4 調査地のウンシュウミカン約500株による果実の収量の年次変化。詳しくはIioka *et al.* (1992)を参照せよ。

その呼吸を阻害し、生存・増殖を抑えるはたらきがある (Matsunaga & Nishino, 1971; 大串 他, 1977; Smith & Pearce, 1948)。冬期に散布するため天敵などに与える影響は少なく、また毒性がきわめて低いため他のカイガラムシの増殖に大きな影響を及ぼさないと考えられている (大串, 1969)。1986年以降は、導入天敵を放飼するため、このマシン油散布も停止した。

1987年にヤノネカイガラムシの導入天敵2種、ヤノネキイロコバチとヤノネツヤコバチを調査地に放飼した (表1 - 3)。放飼個体は長崎県農業試験場の久保宣雄氏を通じて入手した。第2章に示すように2種は調査地に定着してヤノネカイガラムシの密度を低下させたため、放飼以後、ヤノネカイガラムシ防除のためのマシン油散布は不要となった。

1988年の5月にはウンシュウミカンの果実の品位を低下させるカビ類の1種であるソウカ病の発生頻度を抑えるためにチオフアネートメチル (Thiophanate-metyl、商品

表1-3 調査地としたウンシュウミカン園の管理方法の概略。詳細はItioka *et al.* (1992)を参照せよ。

目 的	方 法	季 節	実施年次
<b>病害虫防除</b>			
ヤノネカイガラムシ	マシン油乳剤散布	1月下旬または6月中・下旬	1980～1985
	ヤノネキイロコバチの放飼	5月下旬	1987
	ヤノネツヤコバチの放飼	7月下旬	1987
ゴマダラカミキリ	産卵痕・幼虫潜入孔に 有機リン系殺虫剤散布	8月中旬から9月下旬にかけて	1977～1989
ソウカ病	チオファネートメチル水和剤散布	5月上旬	1989
雑草	動力刈り払い機による除草	初夏と秋期（年1、2回）	1982～1986, 1988
	除草剤散布	6月から7月の間の1回	1980, 1981, 1987, 1989～1991
土壌管理	鶏糞肥料の投与	晩秋または早春	1974～1976
	混合肥料の投与	晩秋	1977～1991
果樹の管理	剪定	3月中	1980～1991
	成熟前の果実の除去	7月から8月にかけて	1974～1979
	摘果	7月から8月にかけて	1981～1991
	枯死した株の後に苗木を補植	3月中旬から4月上旬にかけて	1978～1991
	収穫	11月下旬から12月初旬（ごく一部は1月中旬）	1981～1991

名「トップジンM」）水和剤を散布した。この殺菌剤は昆虫に対する毒性がそれほど強くなく、散布時期もカイガラムシの活動期の前であったので、カイガラムシ群集にあたえる影響はきわめて小さいと考えられる。

以上のように調査地の開園以来1991年まで、病害虫防除のための農薬はマシン油とチオファネートメチル水和剤以外一切使用しなかった。除草剤も慣行的栽培方法における使用頻度の半分以下に抑え、特に調査を実施した1986-1991年にかけては使用を極力抑え、ウンシュウミカンの株間がイネ科を中心とする草本に覆われるようにした。施肥、剪定、摘果、収穫など病害虫防除以外の管理は調査地周辺の果樹園で慣行的におこなわれている方法に準じた（表1-3）。

調査地ではカイガラムシ類の他にウンシュウミカンを食害する他の植食性昆虫もいくつか見られたがいずれも密度は低かった。図1-2、表1-2に示したように、ゴマダラカミキリの食害により若干の株が枯れているが、これらの株は本論文での解析から除外した。



調査地の西側に、実験用のウンシュウミカン園（実験園）を設けた（図1-2）。調査地のカイガラムシ群集への影響を極力減らすため、密度を操作しておこなう野外飼育などの実験はこの実験園でおこなった。実験園の履歴、管理方法は、上に述べた調査地のものとほぼ同様であった。

#### 4. ウンシュウミカンの樹内構造に関する用語の定義

ウンシュウミカンは毎年3月下旬から前年度以前に成長した葉の腋から新芽を伸張させ、6月中旬から下旬にかけて5～40 cmのシュートを伸ばし、新葉を展開する。一部のシュートは6月中旬以降に伸びるが、これらのシュートがその年の春に伸張したシュートから伸張することはない。

1年の間に伸張した部分を本論文では、単位梢と呼ぶ。梢は節によって容易に別の梢と区別することができ、多くの場合その年令を推定できる。そこで、その年に伸張した梢を0年梢、前年に伸張した梢を1年梢というように呼ぶ。

調査地のウンシュウミカンは、剪定により、根元近く（地上15 - 25 cm）で幹が等間隔に3～5本に別れるように樹形が整えられている。また、幹からさらに分枝した太い枝に、枝どうしが競合して日当たりや風通しが悪くならないよう、3 - 5年梢が混み合うことなく位置するように剪定されている。多くのシュートが伸張後2～3年で枯れていき、ほとんどの葉が16～24ヶ月の間に落葉するため、1本の3 - 5年梢の先に葉を多数つけたシュートが密生することになり、この茂みが樹冠を形成する（図1-5）。

以上のような、先端部に茂みのある、長さが40～70 cmの3 - 5年梢から先の部分をここでは単位枝と呼ぶことにする（図1-5）。この単位枝を単位としてほとんどのサンプリングをおこなった。

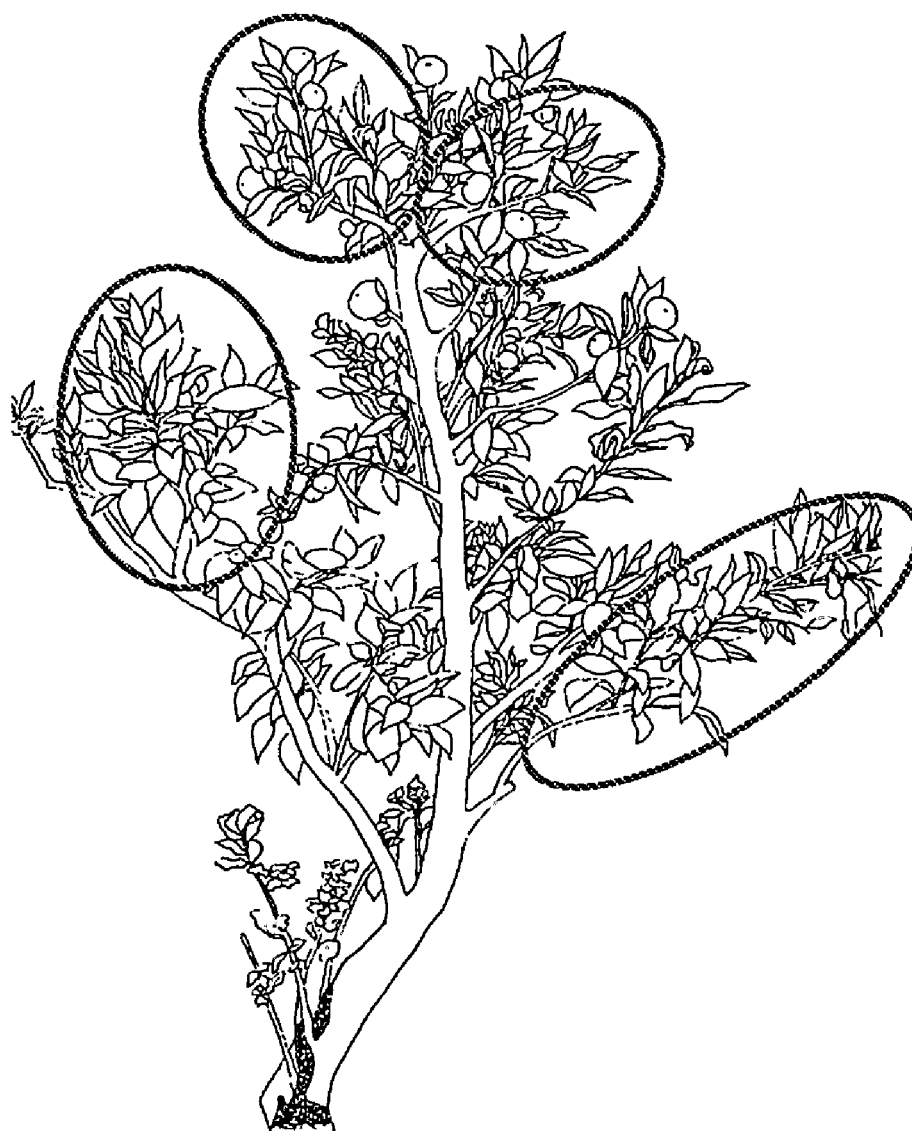


図1 - 5 ウンシュウミカンの樹型概念図。根元で3方向に分岐した幹のうち1本だけを描いてある。葉をつけた0歳～2歳の枝が数本（多いときには20本前後）1ヶ所に集中してパッチ状に分布する。このパッチ状のかたまりを単位枝と呼ぶ（本文参照）。図には、点線で囲って、単位枝の4例を示した。（森下純安氏によるスケッチ）

## 2 章 構成種の個体群動態と群集構造の時間的变化

### 1. 緒言

植食性昆虫の個体群は、捕食の作用、物理的環境の変化、寄主植物の質的あるいは量的な時間的空間的不均質性、種間競争など様々な要因の影響を受けて時間的に大きく変動しているのが一般的である (Strong, 1984b, 1986; Barbosa & Schultz, 1987; Berryman, 1988; Price et al., 1990)。したがって、現実存在する群集の構造とその決定機構を解明するためには、このような攪乱要因が群集構造にあたえる効果を十分に把握することが必要である (Menge & Sutherland, 1976; Connell, 1978; Huston, 1979; Strong, 1983)。そして、そのためには、群集構成種の個体群動態の時間的変動を組みこんだ形での、群集構造の時間的变化を明らかにすることが重要である (Wiens 1984; Wiens et al., 1986)。競争 - 平衡を前提として、各個体群の変動を平衡からの一時的な逸脱と見るべきなのか、競争 - 平衡を前提とせず、平衡状態に達しないのが常態であるとして群集構造を解析すべきなのかを論ずる上でも、ある程度長期間にわたる時間スケールでの群集構造の変動様式を追跡する意義は大きい (Chesson & Case 1986; Wiens et al, 1986)。

本章では、まず、ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ群集における群集構造の時間的な側面を明確にするために、ウンシュウミカンを寄主とするカイガラムシ類の調査地での12年にわたる個体群密度の変動を記述して、それぞれの種の個体群動態の特性について検討し、それぞれの個体群に対して自種個体の密度に依存した制御がどの程度はたらいているのかについて考察を加える。そして、その結果をふまえて、種構成と各種の個体群サイズの相違、群集内での優占度の順位の変動性などの群集構造の基本的な特性を明らかにする。

### 2. 方法

#### グレイド法による個体群密度調査

共同研究者（石田紀郎、井上民二、京都大学農薬ゼミ）らとともに、1980年から1991年までの12年間、調査地における7種のカイガラムシの密度を毎年11月上旬に調査した。この個体数調査は、短時間の見回り調査による簡易推定法であるグレイド法（市岡・井上, 1989）を用いて、調査地の全株についておこなった。この方法では、カイガラムシ7種の密度が、1株ごとに、それぞれの種の相対的な密度レベルの違いをあらわす4段階の密度グレイドで記録される。実際の調査では、3～4人の調査者が1組になって、1株について約3分を費やし、それぞれが株全体を見回って概観した後、各部位を分担して葉・枝を精査することにより、あらかじめ設定した基準（表2-1）にもとづいて、調査者全員で相談の上、密度グレイドを決定した。

調査期間を通じて密度の高かった3種の固着性カイガラムシについてはグレイドの精度を検討し、各グレイドの平均密度をもとめることによって株ごとの密度を推定した（表2-2; 市岡・井上, 1989）。また、株ごとの密度にもとづいて3種の調査地全体の平均密度の変動を明らかにした。

#### サンプリング調査

その他の4種のカイガラムシについては、グレイド法では個体数の詳細な変化をとらえることができなかった。そこで、グレイド法による個体数推定を補完するために、別にサンプリング調査をおこない、4種のカイガラムシの調査地全体の平均密度の変動を推定し、個体数の多かった3種との間で個体数を比較した。

1986年から1989年までの各年と1991年の、グレイド調査とほぼ同じ時期（10月中旬～11月上旬）に、調査地のウンシュウミカンの中からランダムに選んだ健康な成木10株より、株の樹冠上層部、樹冠下層部、樹冠内部の3つの部位から、部位あたり3本、1株あたり計9本の単位枝を任意に選んで切りとり、研究室にもちかえて実体顕微鏡をつかって各種カイガラムシの個体数や発育段階、被食・寄生の有無などを調べた。サンプリング対象とした10株のうち、1987年と1988年の調査前にそれぞれ1株と2株が枯れたので、1989年の調査からあらたに3株の健康な成木をランダムに選び、同様の調査をおこなった。

表2 - 1 グレイド法による個体群密度調査における密度グレイドの基準（市岡・井上, 1989）。

密度グレイド	グレイドの基準
0	約3分間の見回り調査の間に対象とするカイガラムシを1頭も発見することができない。
1	各調査員は、葉または枝をよく見ることなしに、対象とするカイガラムシを発見することはできない。 あるいは、対象種が高密度に発生している単位枝が何箇所かあっても、それが株内の全単位枝に占める割合は25%に満たない。
2	いずれの調査員も株全体の見回りだけで、容易に対象種を発見することができる。容易に対象種を見つけることのできる単位枝や対象種が高密度に発生している単位枝が、株内の全単位枝の約25-75%を占める。
3	容易に対象種を見つけることのできる単位枝や対象種が高密度に発生している単位枝が、株内の全単位枝の約75%以上を占める。

表2 - 2 固着性カイガラムシ3種の各グレイドにおける単位枝あたりの平均雌成虫数（市岡・井上, 1989）。

	密度グレイド			
	0	1	2	3
ヤノネカイガラムシ	0*	1.842	23.990	96.68
ルビーロウムシ	0*	0.967	9.520	49.80
ツノロウムシ	0*	0.284	2.360	11.53

\* グレイド0については、平均密度の詳細な推定を行なわなかったが、これを0と定義した。

### 3. 結果

#### (1) カイガラムシ7種の個体数変動

##### ヤノネカイガラムシ

ヤノネカイガラムシの雌成虫の調査地全体の平均密度（単位枝あたり個体数）は、マシン油乳剤を年1度散布していた1980年から1985年の期間は、0.767から4.618の間で変動した（図2-2）。1983年に密度が大きく減少していることを除けば、密度は3.048から4.618の範囲にあり、密度変化の振幅は比較的小さかった。この期間、密度グレイドの割合も、83年を除いて比較的安定しており、グレイド0の株の割合が40～70%の間で推移し、グレイド3の株はほとんどなかった（図2-1）。

マシン油散布を停止した1986年以降は、グレイド0の割合が急激に低下し、同時にグレイド3の割合が増加しはじめ、87年には26%に達した。平均密度で表すと、87年には33.1となり、翌88年もほぼ同じ水準の密度が維持された。87年、88年の2年間ににおいては、グレイド2以上の株では、若い枝葉が枯れ始め、88年には、グレイド3の株は、枯死寸前の状態を呈した。

1987年に導入した、ヤノネカイガラムシを寄主とする2種の寄生蜂の寄生率が、88年の秋頃より増加し始め、89年11月初旬には寄生率が30%を越え、その後も寄生率は増加を続けた（第4章、図4-7参照）。これに伴い、ヤノネカイガラムシのグレイド2以上の株の割合が急激に減少し、平均密度も減少した。90年には平均密度が2.254となり、83年を除くマシン油散布時の水準を下回った。しかし、グレイド0の株はほとんど減少せずにわずかに増加した。サンプリング調査の結果も同様の個体数変動をしめしており、1987年に個体数の急激な増加をしめた後、88年以降は個体数は減少を続けた（図2-3）。

ツノロウムシが増加した1982年、1983年（次項参照）と寄生蜂の効果が顕著になった1990年以降を除いて、調査地のカイガラムシのなかではヤノネカイガラムシの個体数がもっとも多かった。

##### ツノロウムシ

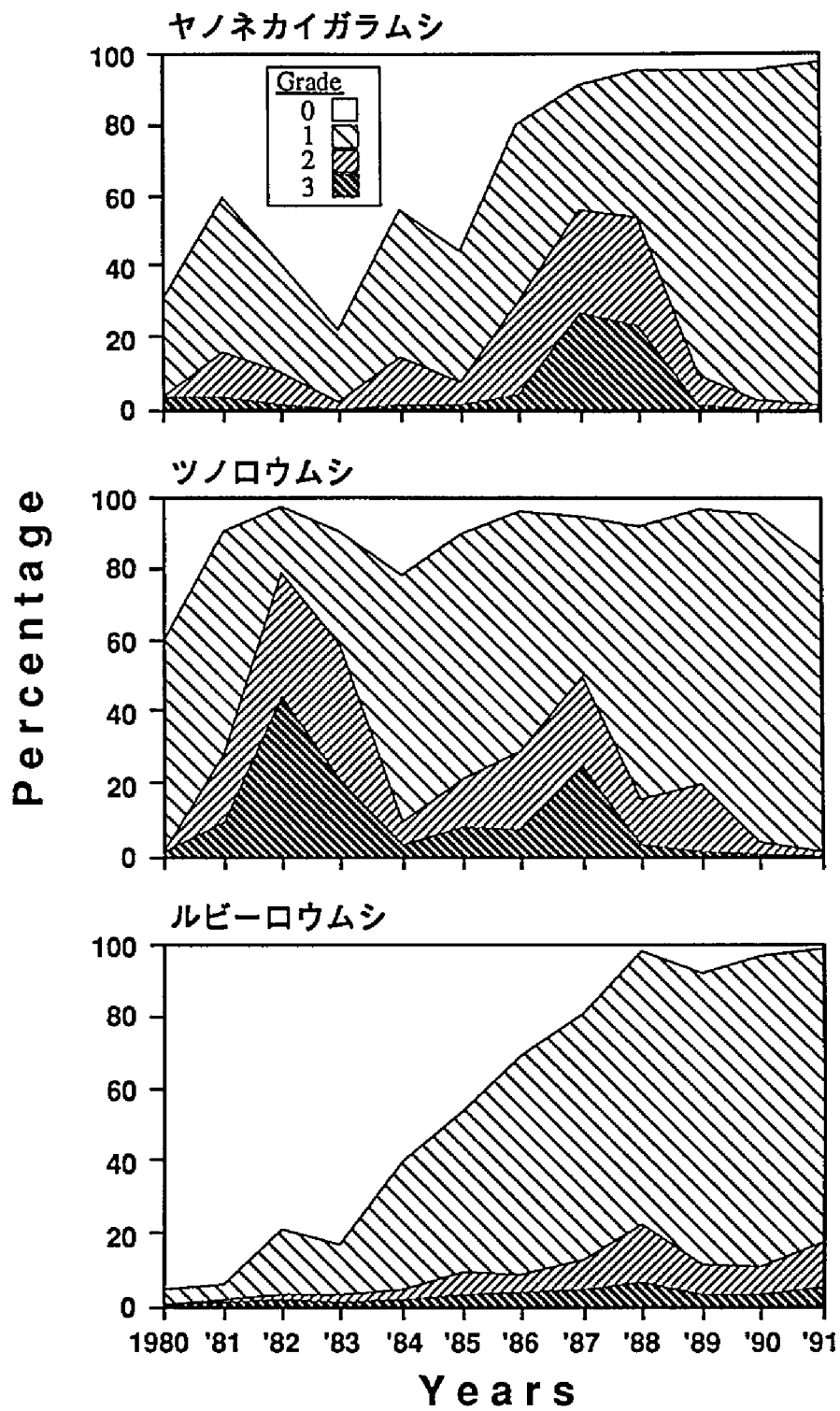


図 2-1 密度グレイドの頻度の年次変化。調査地の全株を対象とした。(次頁へつづく)

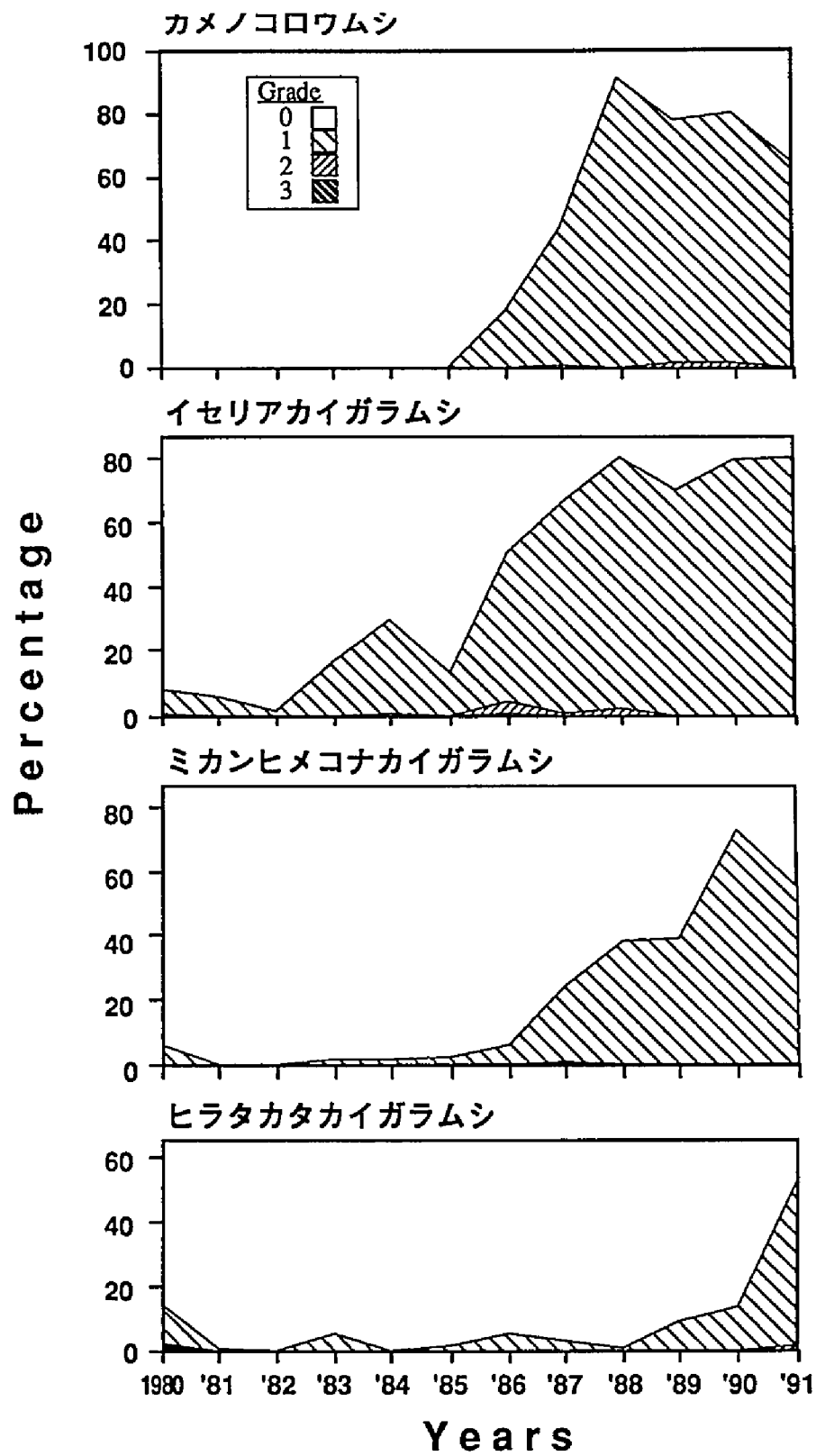


図 2-1 (つづき)



ツノロウムシの平均密度は、1982年と1987年に明瞭なピークをもつ、変動幅の大きい振動をしめした（図2-2）。しかし、グレイド0の割合は調査期間を通じて比較的安定して低く推移しており、80年と84年、91年以外の年では10%前後の低い水準を保った。早い時期に調査地全体に分布域を拡げており、調査開始時（1980年）においても、グレイド0の株は約40%しかなかった。

1982年のピークでは、グレイド3の株の割合が43.9%に達し、グレイド2の割合を合わせると、79.0%にも達した（図2-1）。翌83年も、グレイド3は全株の21.1%を占め、グレイド2以上の株の割合も58.0%と高かった。82年、83年にはそれぞれ密度が5.939, 3.395となり、ヤノネカイガラムシの密度をうわまわって調査地全体でもっとも密度が高くなった。

1987年のピークは、前のピークに比べて水準が低く、ピークの翌年の密度減少も前のピークに比べて激しかった。このピーク時には、グレイド3は24.4%、グレイド2を合わせて49.3%に達した。この年にピークをしめした後、密度は減少し続け1991年には調査期間中でもっとも低く（0.244）になった。

サンプリング調査によって推定した密度変化は、88年の減少幅が少ない点を除けば、グレイド法による推定値とほぼ等しく、87年に増加をしめした後、91年まで減少を続けた（図2-3）。

#### ルビーロウムシ

調査を開始した1980年には、ルビーロウムシの平均密度は前2種に比べてきわめて低く（0.142, 図2-2）、越冬前に生息を確認できたグレイド1以上の株は全体の4.45%に過ぎなかった（図2-1）。しかし、その後、83年と89年を除いて、平均密度とグレイド1以上の株の割合は共に緩やかに増加を続け、88年には平均密度が5.669に達し、また1991年にはグレイド1以上の株が全体の98.5%以上を占めるに至った。グレイド2、グレイド3の割合も、83年と89年を除いて、年を追うごとに徐々に増加し、グレイド2以上の割合は、88年と91年にはそれぞれ22.7%、18.02%となった。

サンプリング調査の結果では、86年から89年まで密度の変化は乏しく、91年にかけて

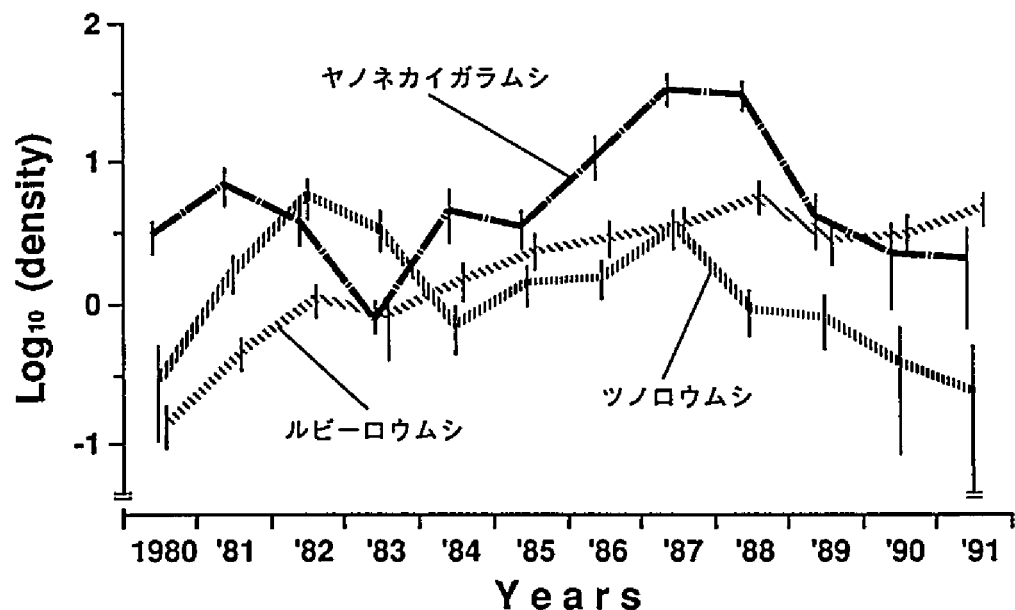


図2-2 調査地全体における個体数の多かった3種のカイガラムシの個体群密度の年次変化。図2-1のグレイドの頻度より、表2-2の値をつかって平均密度を推定した。各点の縦棒は推定値の95%信頼区間を示す。

でもわずかに増加したにとどまった（図2-3）。

以下の4種のカイガラムシについては、密度の高い集団が観察されることは調査期間を通じてほとんどなく、グレイド2以上の株の割合は各年ともきわめて低かった（図2-1）。そのため、前述のように密度グレイドを基にした各年の調査地全体の平均密度の推定はおこなわず、サンプリング調査を基に86年以降の密度変動を示す（図2-3）。

#### カメノコロウムシ

カメノコロウムシについては1985年以前は全株がグレイド0であった（図2-1）。本種は白色のロウ状カイガラを形成して葉に寄生するので、グレイド法による調査でも生息を容易に確認できると思われ、1985年までカメノコロウムシは調査

地に生息していなかったと考えられる。1986年以降、調査地内における分布域を急速に拡大し、1989年以降60～80%の株で生息が確認されている。わずかにグレイド2の株も見られたが、増加傾向はしめしていない。

サンプリング調査によれば、86年から89年にかけて密度は急速に増加したが、単位枝あたり雌成虫数が0.35頭を越えることなく、その後91年には再び86年の水準に戻った（図2-3）。密度の低かった86年と89年にはほとんどの単位枝で生存個体を確認することができず、そのために密度の推定幅も大きくなった。

#### イセリアカイガラムシ

1982年以降、85年と89年を除き、グレイド0の株の割合が減少しており、91年には80.2%の株で生息が確認された（図2-1）。グレイド2の株が、84年、86年と88年にそれぞれ0.41%、3.46%、1.42%とわずかに増加したが、それ以外の年にはグレイド2に分類されるほど密集した集団が形成されている株は確認できなかった。

1986年以降の密度は振幅の大きい変動をくりかえしたが、単位枝ごとの個体数のばらつきがきわめて大きいため、それぞれの年次間の密度の差は有意でなかった（図2-3）。ほとんどの単位枝で個体を確認することができず、密度の変動は局所的に発生した単位枝での個体数に大きく左右されていた。調査期間を通じて、単位枝あたり生存虫数が0.35頭を越えることはなかった（図2-3）。

#### ミカンヒメコナカイガラムシ

1982年以降90年までグレイド1以上の割合は増加を続け、90年には72.6%に達した（図2-1）。グレイド2以上の株は調査期間を通じて、のべ6本にとどまった。

イセリアカイガラムシ同様、サンプリングした単位枝間の個体数のばらつきがきわめて大きく、生存個体がまったくいないか存在しても3頭以下の単位枝が大半で、ごく少数の単位枝に集中して多くの個体（時には300頭以上）が生存していた。そのため、明瞭な密度変化は確認できず、ある単位枝で620頭のコロニーが確認された1986年は密度の推定幅がきわめて大きくなった（図2-3）。89年から91年にかけては、密度の増加が認められた。

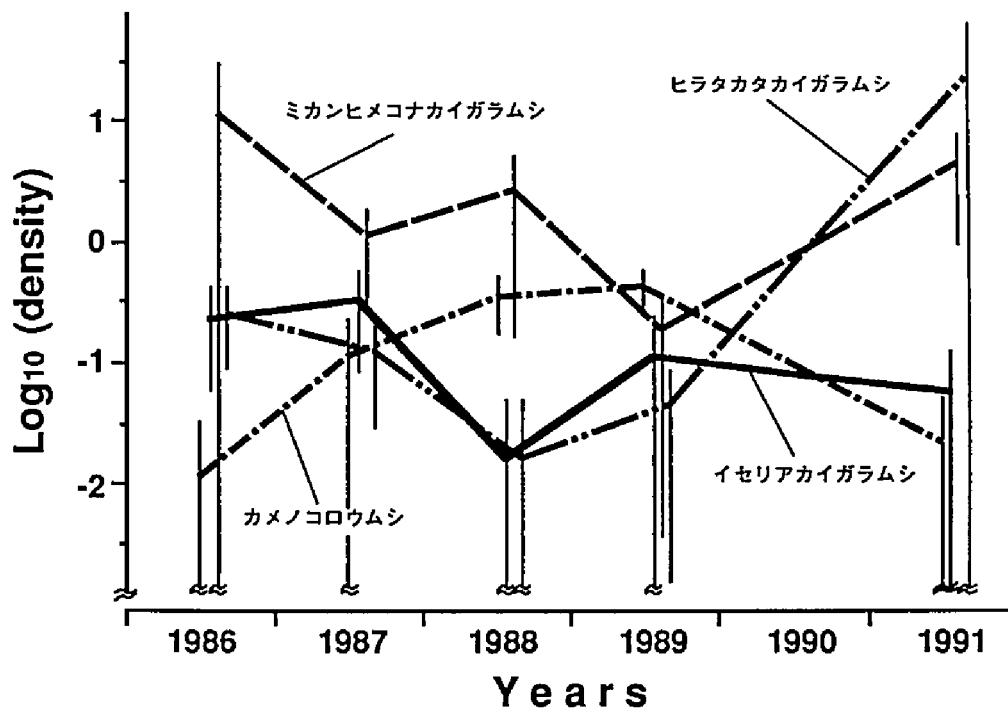
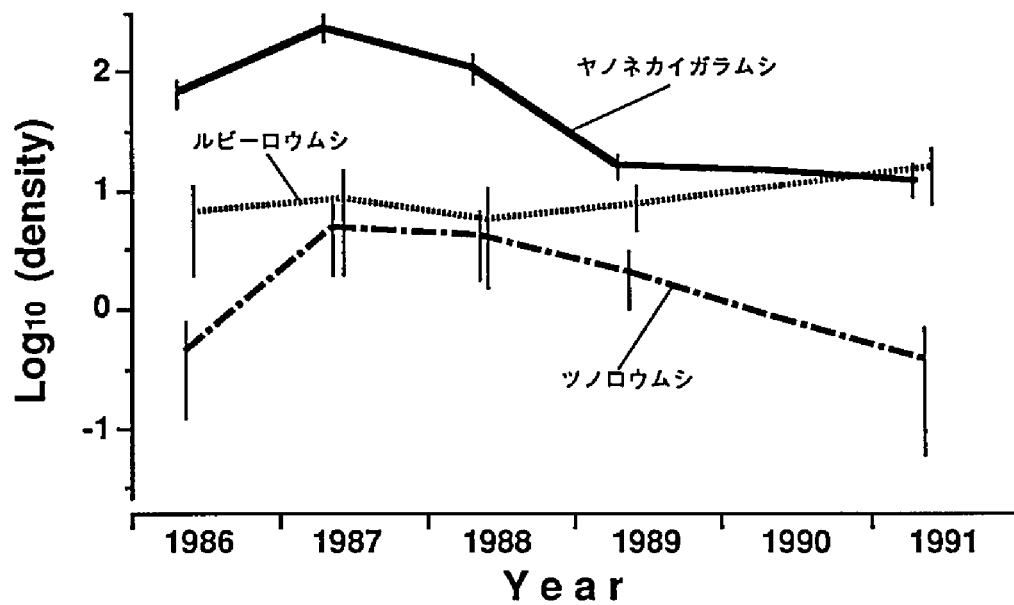


図 2-3 サンプル調査による 7 種のカイガラムシの個体群密度の推定値の年次変動。優占的な 3 種のカイガラムシを上、密度の低かった 4 種を下に示す。各点の縦棒は推定値の 95% 信頼区間を示す。

#### ヒラタカタカイガラムシ

1991年を除いて、グレイド0の割合は85～100%で推移した。さらに1980年と1990年を除けば、グレイド0の割合は90%を下まわることがなかった（図2-1）。

1986年から89年まで単位枝あたり生存虫数は0.016頭から0.26頭の低い範囲で推移した（図2-3）。生存成虫数はきわめて少なく、86年から89年までわずかに7頭を数えるのみであった。1991年のサンプリング調査では、1本の単位枝に2012頭の生存虫数（成虫は19頭）が生息しており、この単位枝を除けば単位枝あたり生存虫数は単位枝あたり0.83頭となる。図に示した密度よりはるかに小さい値となるが、89年と比べれば大きく増加していた。ただし、この場合、成虫数は以前と同様きわめて少なく、2頭を数えるのみであった。

サンプリング調査の結果からも、グレイド2以上の株の頻度が高かったヤノネカイガラムシ、ツノロウムシ、ルビーロウムシの3種は、グレイド2以上が記録されることの少なかった他の4種よりも、個体密度はきわめて高いことが推定された（図2-3）。

#### （2）優占3種個体群のグレイドの時系列変動

各株における3種についてのグレイドの年次間の推移確率を、調査地全体のデータを12年間こみにして算出した（表2-3）。

年次の間隔を1年から4年までとったが、それぞれの間隔においてしめされる傾向はどの間隔でも種ごとにほぼ同じであり、また、2年から4年までの3つの推移確率行列は、一部を除いて、1年間隔から求められた推移確率行列の積とほぼ同じであった。すなわち、2年、3年、4年という間隔の周期性は検出されなかった。

グレイド0から1以上のグレイドに変化する確率は、各年次間隔でツノロウムシ、ルビーロウムシ、ヤノネカイガラムシの順に高かった。特に、ツノロウムシでは他の2種に比較してこの確率がかなり高かった。新植した株（新植時はすべての種のグレイドが0）における1以上への推移確率も同様の傾向をしめした。この場合、ルビーロウムシとヤノネカイガラムシの間の差はより明瞭になった。

それぞれの種がしめすもっとも高い密度の水準にあるグレイド3からの推移確率を

表 2-3 優占 3 種の密度グレイド別の 1 年後 (a)、2 年後 (b)、3 年後 (c 次頁)、4 年後 (d 次頁) の各密度グレイドへの平均推移確率を百分率。途中、他種の密度グレイドが 3 になった株を除いて、12 年間のデータを込みにした。総株数は、集計に用いた、各 (始めの) グレイドに属する株の 12 年間ののべ数をあらわす。

(a)

(a)

始めの 密度グレイド	1 年後の密度グレイド					総株数
	0	1	2	3	枯死	
ルビーロウムシ						
新植	60.71	34.52	4.76	0.00	0.00	84
0	67.78	31.18	0.94	0.09	0.00	2120
1	12.68	78.56	7.57	1.18	0.00	2034
2	6.40	41.38	34.48	17.73	0.00	203
3	2.44	17.07	13.41	67.07	0.00	82
ツノロウムシ						
新植	60.71	29.76	7.14	2.38	0.00	84
0	22.04	65.23	10.75	1.97	0.00	558
1	7.66	69.96	15.77	6.61	0.00	2936
2	4.75	52.61	23.06	19.58	0.00	863
3	3.33	30.19	30.19	36.30	0.00	540
ヤノネカイガラムシ						
新植	71.43	28.57	0.00	0.00	0.00	84
0	59.11	35.02	4.69	0.37	0.80	1619
1	12.61	71.32	11.93	3.87	0.27	2197
2	7.66	48.48	30.66	13.01	0.18	561
3	3.14	37.67	30.49	27.80	0.90	223

(b)

始めの 密度グレイド	2年後の密度グレイド					総株数
	0	1	2	3	枯死	
ルビーロウムシ						
新植	59.32	40.68	0.00	0.00	0.00	59
0	53.94	43.36	2.25	0.45	0.00	1778
1	8.17	81.48	8.66	1.69	0.00	1420
2	4.08	53.74	23.81	18.37	0.00	147
3	5.77	26.92	13.46	53.85	0.00	52
ツノロウムシ						
新植	29.51	49.18	21.31	0.00	0.00	61
0	12.08	51.88	24.36	11.68	0.00	505
1	6.97	63.37	17.64	12.03	0.00	2353
2	8.70	65.09	15.22	11.00	0.00	782
3	6.08	55.69	20.20	18.04	0.00	510
ヤノネカイガラムシ						
新植	71.19	25.42	3.39	0.00	0.00	59
0	51.25	38.94	6.44	2.43	0.93	1397
1	11.68	63.90	17.64	6.41	0.38	1576
2	6.74	65.89	16.21	10.95	0.21	475
3	11.73	67.86	16.33	3.57	0.51	196

表2-3 (つづき)

(c)

始めの 密度グレード	3年後の密度グレード					総株数
	0	1	2	3	枯死	
ルビーロウムシ						
新植	44.44	46.30	7.41	1.85	0.00	54
0	39.79	56.54	3.11	0.55	0.00	1445
1	6.99	81.20	9.62	2.19	0.00	915
2	3.49	60.47	23.26	12.79	0.00	86
3	14.29	28.57	14.29	42.86	0.00	35
ツノロウムシ						
新植	25.00	53.57	17.86	3.57	0.00	56
0	14.10	55.75	20.39	9.76	0.00	461
1	7.98	66.37	16.66	8.99	0.00	1879
2	5.21	75.80	14.70	4.29	0.00	653
3	4.26	62.13	18.51	15.11	0.00	470
ヤノネカイガラムシ						
新植	66.67	27.78	1.85	3.70	0.00	54
0	36.72	49.34	10.78	2.54	0.61	1141
1	11.35	59.10	20.26	9.19	0.09	1066
2	6.24	69.54	12.47	11.27	0.48	417
3	8.47	83.62	4.52	2.82	0.56	177

(d)

始めの 密度グレード	4年後の密度グレード					総株数
	0	1	2	3	枯死	
ルビーロウムシ						
新植	28.89	66.67	2.22	2.22	0.00	45
0	26.55	66.64	5.42	1.39	0.00	1292
1	6.95	81.54	9.14	2.38	0.00	547
2	11.11	52.78	25.00	11.11	0.00	36
3	27.78	16.67	5.56	50.00	0.00	18
ツノロウムシ						
新植	4.17	66.67	20.83	8.33	0.00	48
0	18.67	70.52	7.37	3.44	0.00	407
1	7.30	77.51	11.58	3.61	0.00	1494
2	4.51	67.88	16.49	11.11	0.00	576
3	1.90	53.81	25.48	18.81	0.00	420
ヤノネカイガラムシ						
新植	52.17	36.96	6.52	4.35	0.00	46
0	22.77	56.59	15.21	4.94	0.48	1032
1	10.12	65.37	15.49	8.90	0.12	820
2	6.18	69.09	16.36	8.36	0.00	275
3	6.74	78.65	12.36	1.12	1.12	89

見ると、ルビーロウムシでは、どの年次間隔においても、グレード3がそのまま持続する確率がもっとも高く（1年後の場合は67.07%）、グレードが1以下に減少する確率はきわめて小さかった（4年を経ても44.44%）。それに対し、ツノロウムシとヤノネカイガラムシでは、グレード3が持続する確率はかなり低く、1年後においてもそれぞれ36.30%、27.80%となった。逆に、1以下のグレードに減少する確率はルビーロウムシの場合にくらべて高かった（2年以上経過すると両種ともに60%以上であった）。

グレード2の株におけるグレードの変化様式の種間差は、グレード3の推移同様、ルビーロウムシでは他の2種に比べて、どの年次間隔で比べても、1以下のグレードに変化する（グレードの値が減少する）確率が低かった。ヤノネカイガラムシとツノロウムシの間ではこの確率はほぼ等しかった。

ところが、グレード1から2以上へ増加する確率は、4年間隔の場合若干順位が変動するものの、ツノロウムシでもっとも高く、ルビーロウムシでもっとも低かった。

#### 4. 考察

##### 各構成種の個体群動態の特性

ツノロウムシは12年間の間に、1983年と87年に2つのピークをしめす、密度の激しい増加と減少を繰り返した。各株でのグレードの推移確率行列もこの傾向と一致しており、グレード0から1以上、グレード1から2以上に増加する確率は固着性3種の中でもっとも高く、逆にグレード3から1以下に減少する確率も3種の中でもっとも高かった。すなわち、ツノロウムシは、新たな株への侵入・定着（colonization）能力がもっとも高く、定着後の増殖能力もきわめて高いが、1つのウンシュウミカン株上で長期間にわたり、高い密度を保つことができない。ツノロウムシは3種中唯一日本の在来種であり、調査地においてもウンシュウミカンの株間に生える多年性の植物や、周辺に生息する木本も寄主植物としてよく利用しており、そのことが、株への侵入能力を高めていると思われる。しかし、2～3年の間に高い密度に達した後、急激に密



度が減少することから、ツノロウムシには、時間の遅れをともなった密度依存的な死亡率の増加がおこっている可能性のあることが示唆された。

ルビーロウムシは、推移確率行列の結果からしめされるように、株への侵入・定着 (colonization) 能力はツノロウムシよりかなり低く、グレイド2あるいは3以上への増殖は3種中もっとも緩やかであった。しかし、グレイド3に達した後、2以下に減少する推移確率は、他の2種に比べてきわめて低く、ルビーロウムシには、ツノロウムシで見られたような密度の激しい増減は見られなかった。ルビーロウムシでは、密度依存的な死亡率の増加による個体群密度の減少はほとんど起きていないと思われる。むしろ、新たに侵入した株で、グレイド1に相当する低い密度から、項密度な集団をいくつか形成するまでの増殖を妨げる過程が強く作用している可能性がある。

ツノロウムシは土着種であり、調査地周辺の二次林などにみられるヒサカキ、モチノキ、ソヨゴ、イタドリなどに多数発生しているのが観察されている。一方、ルビーロウムシは、日本に侵入してから100年足らずの帰化昆虫であり、人為環境下にある栽培種を寄主植物として好むことが知られており (大串, 1969)、調査地周辺においてもウンシュウミカン以外の植物からはほとんど発生が確認されていない。こうしたことから、ルビーロウムシとツノロウムシの株への侵入確率の差は、ウンシュウミカン以外の寄主植物からの侵入個体数の差に起因していることが考えられる。

ヤノネカイガラムシの個体群動態は、マシン油散布や導入天敵放飼など人為的な操作を強く受けていると考えられる。

1983年に密度が急激に低下したのを除けば、1985年以前のマシン油散布期間中、密度はほぼ一定であったが、マシン油散布をとりやめた1985年末の冬期以降、87年に至るまで、密度は指数的に増加した。マシン油はヤノネカイガラムシの防除に有効であることは広く知られており、また、有効な天敵のいない本種は、マシン油散布などなんらかの人為的な施策をとらない限り、寄主植物を枯らすまで増加することも既に知られており (大串, 1969; Inoue & Ohgushi, 1976, 1977など、第1章 - 3 参照)、マシン油の作用によって1985年以前はヤノネカイガラムシの密度増加が抑制されていたためだと考えられる。

また、1987年まで急激に密度が増加して、翌88年もきわめて高い水準を保った後、一転して急激に密度が減少し、1990年以降にはルビーロウムシの密度より低くなった（グレイド法による推定に比べて、89年から91年にかけてのヤノネカイガラムシの減少がそれほど顕著でないのは、サンプリング対象とした株のうち1株では、ヤノネカイガラムシのグレイドが89年の1から91年には2に上昇しており、サンプリングによる推定密度も91年には89年の約2倍に増加していたためと思われる。この2年間にグレイドが上昇した株の頻度はきわめて少ないことから、そうした効果を排除すれば、密度の減少はより顕著になると思われる。）。この減少は、1987年に放飼した2種の導入天敵の作用によるものであると言ってよい（第4章参照）。ヤノネカイガラムシに対する2種の天敵の防除効果は、多くの研究者によっても確認されている（西野・高木, 1981; Furuhashi & Nishino, 1983; 高木・氏家, 1986）。

ヤノネカイガラムシの推移確率行列で注目すべきは、グレイド0や1という低密度の状態から短期間のうちに枯死にいたる株がわずかではあるが存在していることである。こうしたことより、時にヤノネカイガラムシによる吸汁は、かなりの被害を寄主植物に与えている可能性があり、他のカイガラムシに与える影響も無視できない。

ヒラタカタカイガラムシを除く3種の移動性カイガラムシでは、発見頻度（グレイド1以上の頻度）が、1985, 86年あたりを境に、急激に増加していた。このうち、カメノコロウムシは、1985年以前は定着幼虫の存在すら確認されておらず（1981年以来毎年7月下旬におこなったグレイド調査と同様の調査の結果による。このデータは本研究ではしめしていない。）、1985年から86年頃にかけて調査地に侵入したと思われる。その1988年から90年以降は、ヒラタカタカイガラムシを除いて、大半の株において3種の成虫個体が観察されているものの、その発生程度は低く、何らかの原因で、固着性カイガラムシのように密度が増加しなかった。

1986年以降におこなったサンプリング調査の結果によれば、移動性カイガラムシ4種はいずれも年次間の密度の変化が激しく、特に、ヒラタカタカイガラムシの密度の変動幅がきわめて大きかった。密度がきわめて低く、ヒラタカタカイガラムシ、ミカンヒメコナカイガラムシなどは集団を形成して定着していることが多く、また、他の

2種も多少とも寄主植物の狭い部位に集中する傾向があり、そのために推定密度の誤差が大きくなって、変動幅が大きくなったことも考えられる。しかし、野外においてはサイズの大きな集団が存続して観察されることはほとんどなく、集団の形成と崩壊によって、実際にも振幅の大きな密度変化を繰り返している可能性が高い。個体群のサンプリング調査の結果からは、いずれのカイガラムシの個体群においても、密度変化に一定の傾向は見いだせなかった。

調査地においては、1985年以前にはマシン油散布によって、また1987年以降は、導入天敵の作用によって、ヤノネカイガラムシの大発生とそれにとまなう寄主植物の絶滅が回避され、本章でしめたような複数種からなるカイガラムシ群集が成立したと思われる。以後、本論では、ヤノネカイガラムシ個体群を人為的に制御した環境下での、カイガラムシ群集の構造決定について分析を加えていくことにする。また、上に述べた移動性カイガラムシ3種の86年以降の発見頻度の増加は、マシン油散布を停止しはじめた時期に一致しており、これについても、マシン油の効果が関与している可能性が高い。しかし、1985年以前には著者が調査をおこなっておらず、また詳細な実験・観察データはほとんど取られていないので、マシン油散布が攪乱要因として群集にあたえる効果については、本研究では大きくとりあげないことにする。

次に、以上にしめた、それぞれの種の個体群動態の特性にもとづいて、ウンシュウミカンにおける群集構造の特性について検討する。

#### 群集構造の特徴

12年間の個体数調査の全期間を通じてほとんど変化しなかった群集構造の特性は、固着性のカイガラムシ3種（ヤノネカイガラムシ、ツノロウムシ、ルビーロウムシ）は移動性カイガラムシ4種（ミカンヒメコナカイガラムシ、イセリアカイガラムシ、カメノコロウムシ、ヒラタカタカイガラムシ）よりも、個体数順位が常に高いという点であった。1986年以降のサンプリング調査の結果だけを見ると、移動性カイガラムシの中でミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシの平均密度がときおりルビーロウムシあるいはツノロウムシの平均密度をうわまわっていることがある

が、これは、サンプリングに含まれていたそれぞれの種の、きわめて少数の、多数の個体が密集した集団（コロニー）によって平均値が上がっているためで（したがって推定誤差はきわめて大きい）、グレイド調査の結果と合わせて考えると、固着性3種の優占度は移動性4種の優占度をほとんど常に大きくうわまわっていたと言ってよい。

逆に、時間の経過にともなって変化した群集構造の特徴について、以下に列挙する。

第1に、1984年以降、ルビーロウムシの密度がツノロウムシの密度をうわまわったことである。それまで、ツノロウムシはヤノネカイガラムシと並んで密度が高く、1982年と83年には最優占種となっていた。しかし、1982年から84年まで密度が減少し、その後87年まで再び密度は再上昇したものの、ルビーロウムシの密度をうわまわることなく、さらに87年以降は、ルビーロウムシの密度が増加しているのに反して、密度は連続して減少した。

第2に、1987年以降、ツノロウムシの密度が連続して減少した結果、1991年には、移動性カイガラムシとの密度の差が、ほとんどなくなったという点である。1991年には、サンプリング調査の結果では、ミカンヒメコナカイガラムシよりも平均密度が有意に低くなり、グレイドの頻度においても、2以上のグレイドがほとんど見られなくなり、移動性の4種のカイガラムシとほぼ同じになった。

第3に、ヒラタカタカイガラムシを除く移動性カイガラムシ3種では、1988年頃より個体群サイズが比較的安定している傾向をしめしていることである。移動性カイガラムシのうちカメノコロウムシとイセリアカイガラムシのでは、1988年以降、80%前後の株でグレイド1以上が記録されており、個体群が各株で持続して維持されていることがしめされた。サンプリングの調査の結果からも1986年と1991年を除くと、2種の密度は比較的安定していたことが推測される。ミカンヒメコナカイガラムシでも1988年以降、40~75%と比較的多くの株で発生が認められ、サンプリング調査の結果は、1989年以外1986年から1991年まで密度がかなり安定していたことをしめしている。

次の第3章で寄主植物上での利用部位の類似度を検討して群集構造の空間的な側面を記述した後、上に述べたカイガラムシ群集の構造特性をもたらす要因、過程、機構

について、第4章以下の章で検討を加えていくことにする。

### 3 章 寄主植物個体における構成種の空間分布

#### 1. 緒言

従来より、動物の群集構造を決定する要因として種間競争の役割が重視されてきた (Hutchinson, 1959, 1978; MacArthur, 1972; Cody & Diamond, 1975; May, 1981)。こうした立場に立ついくつかの説では、群集を構成する個々の種は、限られた資源をめぐる他種との間に絶えず競争関係を結んでおり、こうした種間競争が群集の構成種数、侵入種の定着の成否、種の絶滅、各構成種の資源分割あるいはニッチ空間分割の様式などの決定に深くかかわっていると考える。また、現時点で種間競争が観察されない場合でも、現在の群集構造が形成されてくる歴史的な過程において種間競争が絶えずはたらくことにより、種の絶滅が生じたり、構成種の形質の置換（進化）がおこなうなどして、種間競争の効果が軽減されたニッチ空間の分割様式が達成されていると考える (Connell, 1980)。

以上のような前提に立って、同所的に分布する、同じ栄養段階の同じ採餌様式をもつ複数の動物種間の資源利用における重複度を測定して、群集構造の決定における種間競争の重要性を検証しようとする研究がおこなわれてきた。そこでは、群集を構成する種が種間競争を回避するような資源分割様式をしめすことを明らかにしたり、競争種の欠如により資源分割様式が拡大すること（形質置換）をしめそうとする試みがなされた。その結果、現在までに、いくつかの動物群集において、種間競争が群集構造の決定に大きな影響を及ぼしていることがしめされている (Cody, 1968; Pianka, 1973, 1974, 1975; Schoener, 1974; Diamond, 1975; Fenchel, 1975; Davidson, 1978; Emmons, 1980; Grant & Abbott, 1980; Pyke, 1982; Schoener, 1984 など、これらをめぐる論争については第 1 章 - 1 参照)。

植食性昆虫においても、同様の方法で、群集構造決定過程における種間競争の重要性を明らかにしようとする研究が相次いだ。しかし、ほとんどの植食性昆虫群集においては、同一寄主植物上においても種間に大きな資源利用の重複が見られ、資源利用

様式だけでは競争の重要性が実証されなかった（たとえば、Rathcke, 1976; Seifert & Seifert, 1976, 1979; Gibson, 1980; Gibson & Visser, 1982; Strong, 1982 1984a など、Strong et al., 1984 に総説）。その原因として、捕食者、寄生者のはたらきにより、植食者間の競争が生じるレベルまで植食者の個体群密度が上昇しないという考え方が唱えられてきた（Hairston et al., 1960; Lawton & Strong, 1981; Strong et al., 1984）。実際に、帰化昆虫や突発的に大発生する種を除いて、多くの植食性昆虫では、資源が不足するレベルに個体群密度が達することは稀であり、植食性昆虫群集においては種間競争の役割は重視されてこなかった（Strong et al., 1984）。

しかし、一方で、植食性昆虫においては、必ずしも資源利用において種間の重複がまったくなくても、一種が寄主植物のある部位に与えた食害が他の部位を利用する他種に悪影響を与えるという形での種間競争の存在も重視されている（Janzen, 1973; Ryan & Green, 1974; Haukioja & Niemela, 1979; Rhoades, 1979, 1985; Carroll & Hoffman, 1980; Wallner & Walton, 1981; Woodhead, 1981; Schultz & Baldwin, 1982; Schultz, 1988; Hunter, 1992）。

いずれにせよ、個々の構成種をめぐる種間関係の実態を把握し、個体群動態の特性を解明するためには、まず、個々の種の資源利用様式を明らかにしなければならない。

一方、空間分布の集中性は、個体群に作用する要因の効果を反映している（Hassell & May, 1974; Morrison & Strong, 1981; Hassell, 1982）。資源の分布様式、種内・種間競争のあり方、個体（群）の分散過程や捕食・寄生作用などの特性は、昆虫個体群の分布様式に強い効果を与えている。また、これらの要因の影響は、植食性昆虫の空間分布に影響を与えるだけでなく、空間分布のあり方を規定することによって、間接的に個体群特性ひいては群集構造に影響を及ぼす可能性がある（Free et al., 1977; Kareiva, 1982, 1986）。たとえば、これまでに、寄主植物の空間分布に対応した植食者の分布の集中性の違いが捕食の作用様式を変えることが知られている（Atkinson & Shorrocks, 1981; Kareiva, 1986）。したがって、群集構造とその決定機構を分析する際には、構成種それぞれの空間分布様式を綿密に把握する必要がある。

前章では、個体群動態、群集構造の時間的側面を扱ったが、本章では、カイガラム

シ各種の空間分布に焦点をあてる。まず、種間競争の評価に大きな意味をもつ資源利用における重複度を把握するため、カイガラムシ各種の寄主植物内での利用部位を明らかにする。さらに、寄主植物個体（株）を単位とする、種間の重複度を解析する。

また、寄主植物個体を単位とする空間分布様式を中心に、さまざまな空間サイズにおける空間分布様式、特に分布の集中性を解析する。

## 2. 方法

### サンプリング調査

第2章でおこなったサンプリング調査の結果をもちいて、ウンシュウミカンの各部位別の各種の個体数を算出した。ただし、第2章でしめした方法だけでは6年より古い部位や幹に定着している個体を捕捉できないので、1987年11月のサンプリング時には、調査対象とした9本の枝のうち1本を任意に選び、枝の切り口から根元までのカイガラムシ個体を野外で調べた。

### 株を単位とする空間分布様式の解析

グレイド（第2章参照）から推定される各株の個体密度を近似的に個体数に変換したうえで、 $m - \hat{m}$ 回帰分析法（Iwao, 1968, 1969, 1972; Iwao & Kuno, 1971）によって調査期間を通じて密度の高かった3種、ヤノネカイガラムシ、ルビーロウムシ、ツノロウムシの調査地内の株を単位とする空間分布様式を解析した。また、 $m - \hat{m}$ をもとに、種間の空間的相関度（Iwao, 1977）をもちいて種間の分布の重なり度などを解析した。さらに、上記3種についての各株のグレイドの年次間の推移確率をもとに、株単位にはたらく密度依存的個体数の変動や種間相互作用などを分析した。

$m - \hat{m}$ 分析をおこなうに際しては、単位枝あたりの個体数で表される密度に、株あたり平均単位枝数（75本）を乗じて端数を切り捨てて各株あたりの個体数を算出した。 $m - \hat{m}$ の分析においては、移植後7年未満の株は除外して、単位となる区画（株）のサイズが大きく異ならないようにした。また、2種の分布の重なり度や種間相互作用の分析の際には、他の1種のグレイドが3である株を排除した。単位となる区画サイ



ズ（株数）を変えての  $m - m$  分析もおこなったが、その際には 1 区画に含まれる株が、それぞれ縦横 2×2（4 株）、3×3（9 株）、4×4（16 株）となるように区画を設定した。

### 3. 結果

#### （1）カイガラムシ各種の利用部位

10 月下旬から 11 月上旬にかけておこなった 5 回のサンプリングによって得られた 7 種のカイガラムシの総個体数と発見部位別の個体数の割合を図 3 - 1 にしめた。部位は、果実を除き、葉、0 歳枝、1 歳枝、2 歳枝、3 歳以上 5 歳以下の枝、幹の 6 つに区分した。1 歳以上の葉はサンプリングをおこなった時点では数が少なかったので、調査対象から除外した。また、年令が 6 年以上の枝を幹とした。すべての部位をその存在量に比例した量でサンプルしているわけではないので、その割合は、それぞれの種内における部位別の利用確率を反映したものではない。しかし、種間の部位利用様式の違いは比較できる。

ツノロウムシでは、発見された全個体の 95.1% が 0 歳から 2 歳までの比較的新しい枝を利用していた。そのなかでも 1 歳枝を利用している個体の割合が 64.0% を占め、次いで 2 歳枝を利用している個体が 21.0% に達した。3 歳以上の枝や幹も利用しており、3 歳以上 5 歳以下の枝から発見されたカイガラムシの個体の絶対数をみると、ツノロウムシの個体数をもっとも多かった（図 3 - 3）。しかし、葉を利用している個体はまったく発見されなかった。

ルビーロウムシでも、ツノロウムシ同様、0 歳から 2 歳までの比較的新しい枝を利用している個体が大部分（全個体の 94.0%）を占めたが、ルビーロウムシでは 76.3% の個体が 0 歳枝から発見された。また、葉を利用している個体が 5.8% を占めたのに対し、3 歳以上 5 歳以下の枝を利用している個体の割合は 0.2% ときわめて低く、幹から発見された個体はいなかった。

上の 2 種以外のカイガラムシでは、葉を利用している個体をもっとも多く、それぞ

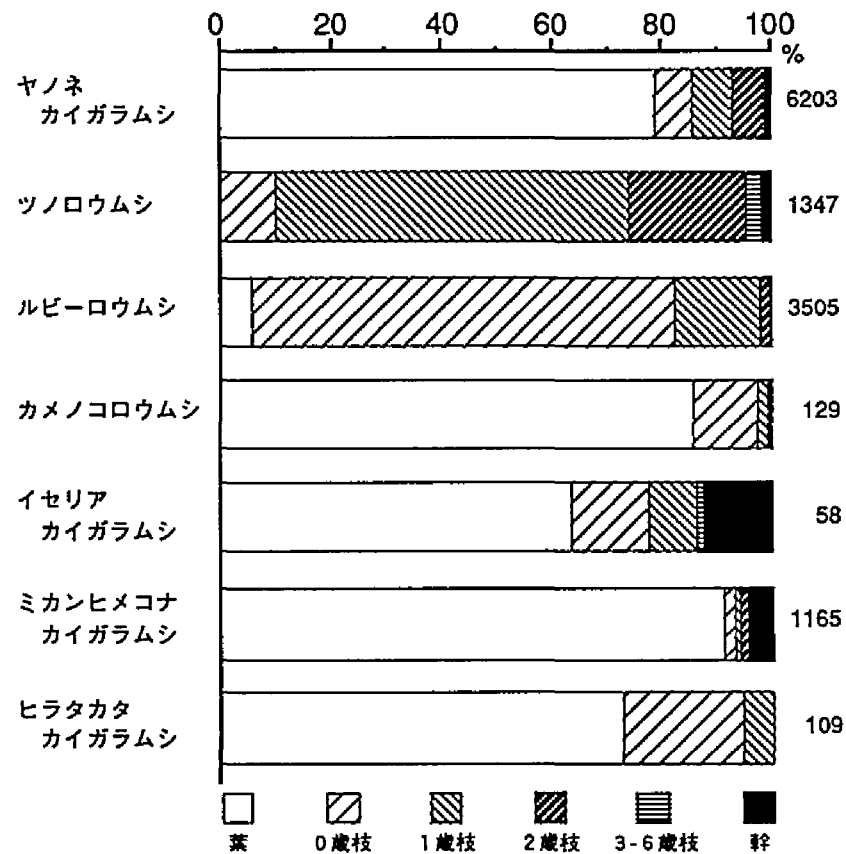


図3-1 ウンシュウミカンを寄主植物とする7種のカイガラムシの定着部位別の発見個体数の割合。ウンシュウミカンの地上部を葉、0歳枝、1歳枝、2歳枝、3-6歳枝、幹（7歳以上の基部）の6部位に分類した。グラフの右側の数字は総発見個体数を表す。サンプリング調査（2章参照）の結果に基づく。

れの種内で63.8%～90.9%を占めた。このうち、ヤノネカイガラムシ、イセリアカイガラムシ、ミカンヒメコナカイガラムシの3種は、ウンシュウミカンの地上部のすべての部位を生息場所として利用していた。

ヤノネカイガラムシは葉を利用している個体の割合がもっとも高かったが、個体の絶対数でみると、他の部位でも他種と比べて比較的多くの個体が発見された(図3-3)。

カメノコロウムシは、0.78%の個体が2歳枝から発見された以外は、1歳以下の枝または葉から発見された。特に葉と0歳枝の占める割合が他の種に比べて大きかった(それぞれ72.48%と22.02%)。2令以下の幼虫に限るとこの傾向はさらに強く、サンプルされた全65個体のうち60個体が葉から、4個体が0歳枝に定着していた。

イセリアカイガラムシは、2歳枝からは発見されなかったが、他の種に比べて、幅広い部位を利用している傾向が認められた。イセリアカイガラムシでは、12.1%の個体が幹を利用しており、その割合は7種のなかでもっとも高かった。ただし、2令以下の幼虫に限ると、すべての個体(33頭)は葉または0歳枝から発見された。

ミカンヒメコナカイガラムシでは、全発見個体の90.9%が葉を利用していた。ただし、このうち87.90%分にあたる1024頭の個体は、計2枚の葉に形成された大きなコロニーから得られた、孵化して間もない1令幼虫であった。1令幼虫を除外して、部位別の発見個体数の割合をみると、各部位を利用する個体の割合は他種に比べるとかなり均等になった(図3-2)。

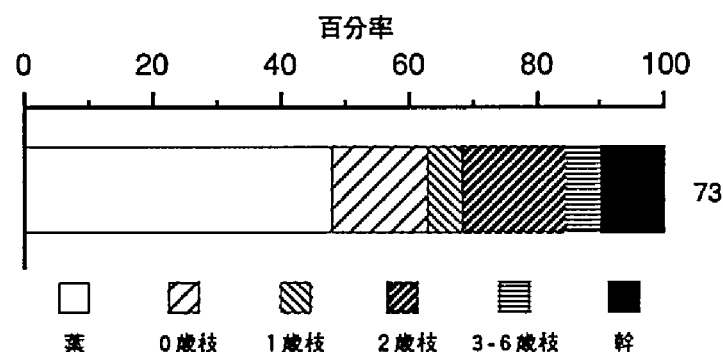


図3-2 ミカンヒメコナカイガラムシのウンシュウミカン上における定着部位別の1令幼虫を除いた発見個体数の割合。記号や表示の形式は図3-1と同じ。

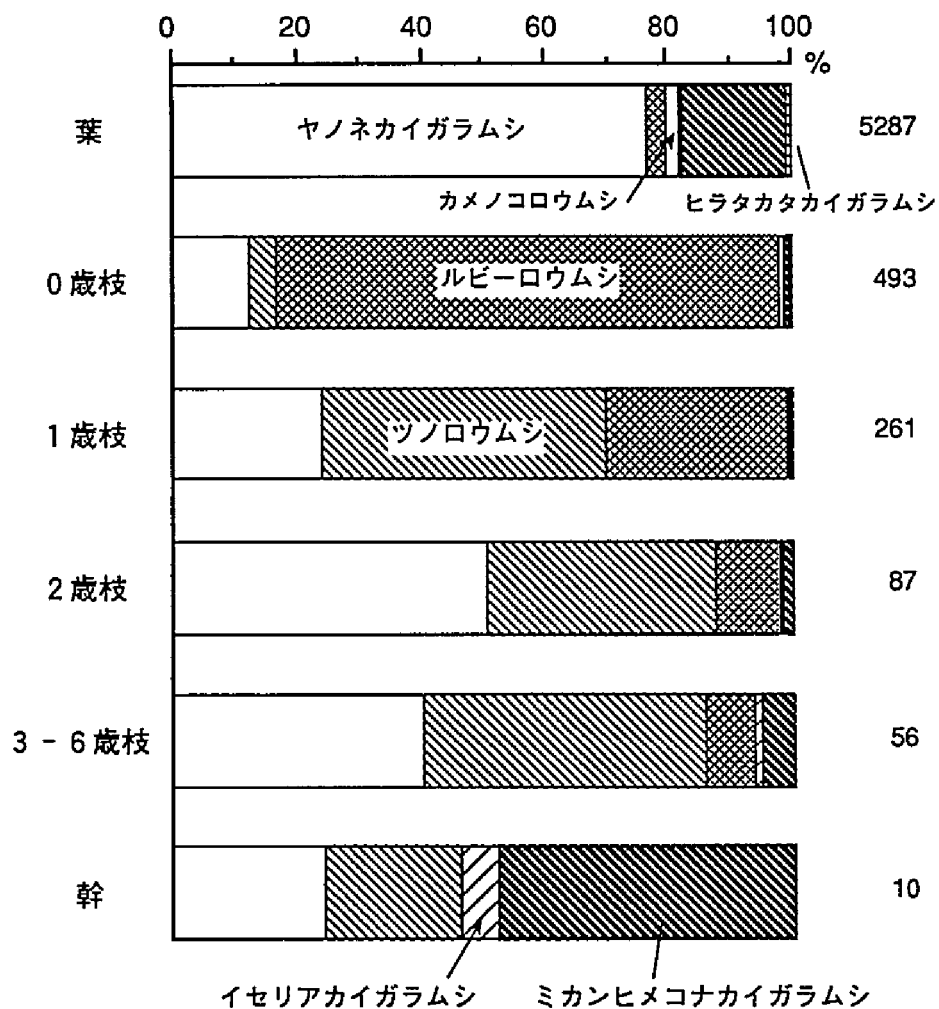


図3 - 3 ウンシュウミカンの部位ごとにみた7種のカイガラムシの発見個体数の割合。  
 図3 - 1と同じデータを用いて作図した。グラフの右側の数字はそれぞれの部位のサンプル数を示す（詳しくは本文、方法の項参照）。

ヒラタカタカイガラムシにおける部位別割合はヤノネカイガラムシやカメノコロウムシと似ており、葉と0歳枝など若い部分の割合が大きかった。2種に比べて0歳枝の占める割合がやや大きい点と、2歳以上の枝を利用している個体が発見されなかった点が2種と異なっていた。

## (2) $m - \bar{m}$ 回帰関係にみられる優占3種の集中度の比較

ヤノネカイガラムシとツノロウムシは、株を単位とした場合、 $m - \bar{m}$ 回帰関係は $\alpha > 0$ 、 $\beta > 1$ となり、コロニーを単位とする集中分布をしめした(図3-4, 表3-1)。ルビーロウムシでは、有意な回帰関係が見られなかったが( $r^2 = 0.135$ 、傾き0とする

表3-1 3種のカイガラムシにおける株を単位とする $m - \bar{m}$ 回帰直線の切片( $\beta$ )、傾き( $\alpha$ )、相関係数( $r^2$ )と $\alpha = 0$ とする帰無仮説を支持する確率( $p$ )。

種 類	$\alpha$	$\beta$	$r^2$	$p$
ヤノネカイガラムシ	2114.2	1.646	0.451	0.1680
ルビーロウムシ	2543.5	-0.690	0.135	0.2391
ツノロウムシ	299.1	1.335	0.771	0.0033

帰無仮説を支持する確率( $p$ )は0.2391)、 $\bar{m}/m$ は1よりはるかに大きい値をしめした。区画サイズを4株、9株、16株と増やすと、3種いずれにおいても、 $m$ と $\bar{m}$ からはよく適合した直線回帰関係が得られ(表3-2)、いずれの場合も $\alpha > 0$ 、 $\beta > 1$ となり、これらの区画サイズにおいてコロニーを単位として集中分布していることがしめされた。

表3-3に、各年次の各区画サイズの $\rho$ の値(Iwao, 1972)を示した。わずかな例外を除くと、3種のいずれにおいても、コンパクトにまとまったコロニーを単位とした集中分布をしており、コロニーサイズは、区画サイズの順位が1と2の間、すなわち株数が1から4の間にあることがしめされた(図3-5)。

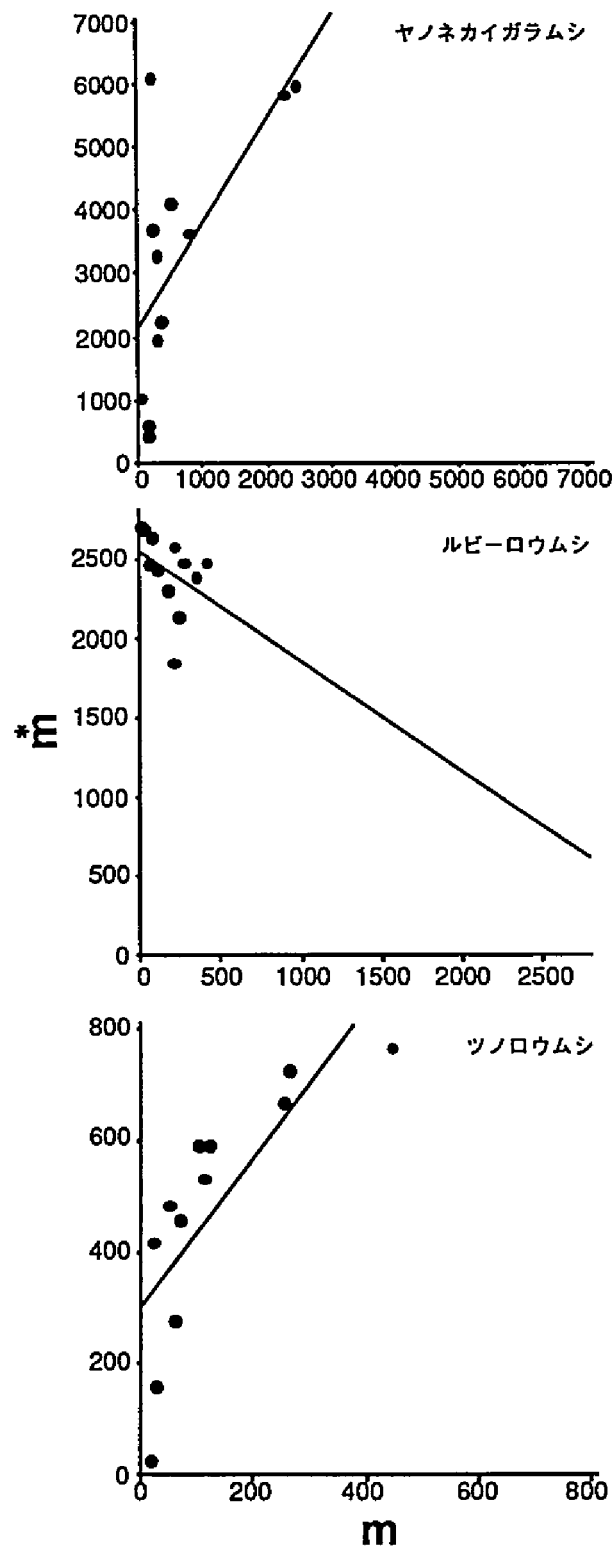


図3-4 株を単位とする3種のカイガラムシ個体数の  
12年間の $m$ - $*m$ のプロットと回帰直線

表3-2 3種のカイガラムシにおけるさまざまな区画サイズ（株数）を単位とする  
m-m回帰直線の切片（ $\beta$ ）、傾き（ $\alpha$ ）、相関係数（ $r^2$ ）と $\alpha=0$ とする  
帰無仮説を支持する確率（ $p$ ）。

区画サイズ＝4株（2 x 2 四方）

種 類	$\alpha$	$\beta$	$r^2$	$p$
ヤノネカイガラムシ	3514.8	1.536	0.733	0.0004
ルビーロウムシ	1802.7	2.318	0.757	0.0002
ツノロウムシ	414.9	1.437	0.855	0.0001

区画サイズ＝9株（3 x 3 四方）

種 類	$\alpha$	$\beta$	$r^2$	$p$
ヤノネカイガラムシ	4931.7	1.449	0.842	0.0001
ルビーロウムシ	2440.4	1.988	0.750	0.0003
ツノロウムシ	628.1	1.500	0.867	0.0001

区画サイズ＝16株（4 x 4 四方）

種 類	$\alpha$	$\beta$	$r^2$	$p$
ヤノネカイガラムシ	5462.7	1.469	0.917	0.0001
ルビーロウムシ	3194.1	1.785	0.851	0.0001
ツノロウムシ	785.1	1.440	0.906	0.0001

表3-3 各年次ごとに計算した  $\rho$  (Iwao, 1972) の値。

年 次	区画サイズの順位*			
	1	2	3	4
ルビーロウムシ				
1980	251.066	-2127.397	36.809	6.978
1981	76.632	-3.275	4.574	0.184
1982	31.752	2.954	3.603	2.840
1983	38.734	1.359	1.525	2.924
1984	21.734	2.695	1.221	3.708
1985	12.822	3.337	2.194	4.033
1986	11.544	2.253	2.667	2.365
1987	8.816	2.902	3.653	1.513
1988	5.782	2.460	2.638	1.580
1989	8.515	2.317	0.461	1.908
1990	8.810	1.912	1.552	1.608
1991	6.692	2.100	1.448	2.020
ツノロウムシ				
1980	18.381	1.011	0.886	1.914
1981	4.739	2.493	2.922	2.334
1982	1.703	1.373	1.478	1.314
1983	2.618	1.773	1.759	1.497
1984	9.247	2.777	2.468	2.387
1985	5.694	3.100	3.703	2.094
1986	4.651	1.795	1.877	1.278
1987	2.723	1.709	1.958	1.555
1988	6.661	1.250	1.701	1.401
1989	4.544	1.771	1.861	1.065
1990	5.544	0.575	1.374	0.849
1991	1.493	1.132	1.117	1.142
ヤノネカイガラムシ				
1980	26.479	6.756	-0.390	5.479
1981	7.704	4.463	2.942	1.214
1982	10.969	5.381	6.899	-0.207
1983	17.291	0.972	2.418	2.069
1984	6.372	1.620	2.765	1.325
1985	13.963	4.773	4.998	4.171
1986	4.362	1.371	1.560	1.593
1987	2.384	1.561	1.421	1.467
1988	2.512	1.822	1.579	1.629
1989	6.214	1.947	0.919	0.978
1990	3.232	1.168	1.551	1.000
1991	2.434	0.924	1.062	1.034

\* 区画サイズ1株を単位とした場合を順位1とし、以下、区画サイズ4株の場合を順位2、9株の場合を順位3、16株の場合を順位4とした。



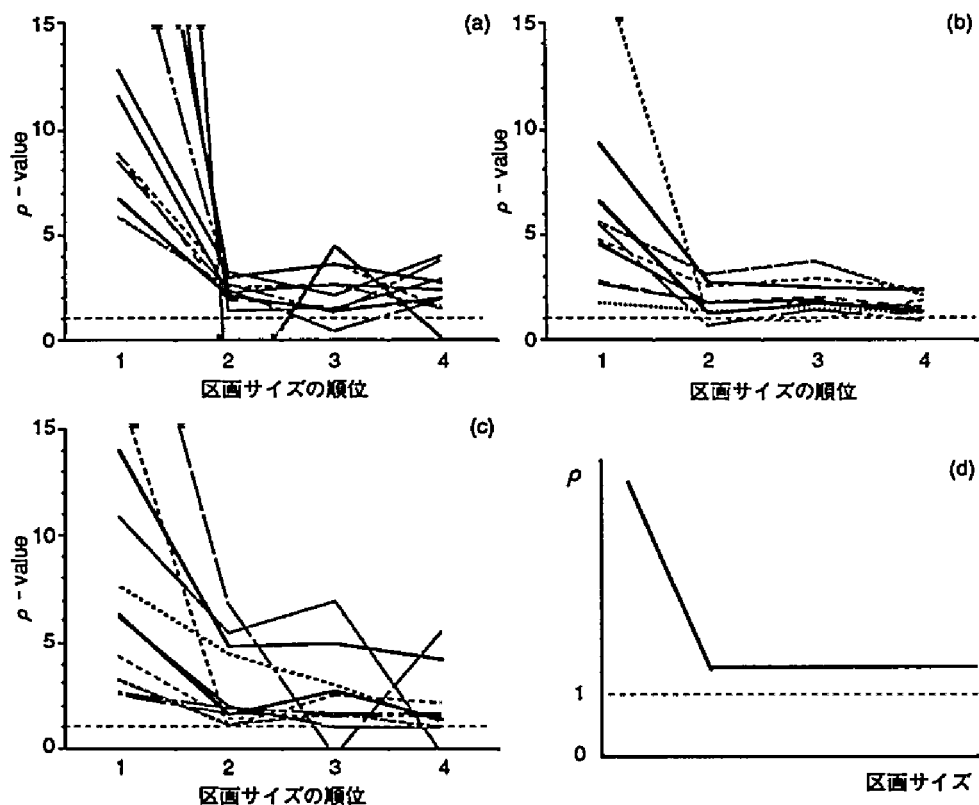


図3-5 ルビーロウムシ(a)、ツノロウムシ(b)、ヤノネカイガラムシ(c)の、各年次における、区画サイズの変化にともなう指数  $p$  (Iwao, 1972) の値の変化。コンパクトにまとまったコロニーを基本単位としてそれが集中分布する場合に期待される  $p$  値の挙動の概略を(d)に示した (Iwao(1972)を改変)。各図中の破線 ( $p=1$ ) はポアソン分布のからの期待値をしめす。コンパクトにまとまったコロニーを基本単位とする場合、小さい区画サイズでは、区画サイズ- $p$ 直線の傾きは負となり、区画サイズがコロニーサイズとほぼ等しい空間をこえると直線は折り曲がり、コロニーが集中分布する場合は、1以上の値をとる ((d)参照)。データは表3-3に示したものをを用いたが、ルビーロウムシの1980年のデータは極端な値を示したので除外した。

### (3) 株を単位とした場合の優占3種の種間平均こみあい度

前節でしめした株を単位とした個体数のデータをもとに、優占3種のすべての2種の組み合わせについて、さまざまな株数(1, 4, 9, 16)を単位とした種間の平均こみあい度(Iwao(1977)の $\omega$ )をもとめた(表3-4)。この $\omega$ は2種の分布が完全独立の場合0となり、完全排他分布で-1、完全重複分布で1となる。ルビーロウムシとツノロウムシの組み合わせでは、すべての区画サイズで値が0を下回っており、2種がやや排他的に分布していることがしめされた。逆に、ルビーロウムシとヤノネカイガラムシでは、すべての区画サイズで値が0を上まわっており、この2種の分布は完全独立分布よりはやや重複していることがしめされた。ツノロウムシとヤノネカイガラムシでは、すべての区画サイズにおいて、前の2つの組み合わせよりも $\omega$ の値が0に近

表3-4 優占3種のうちの2種間の、様々な区画サイズでの種間平均こみあい度 $\omega$  (Iwao, 1977) の値。

種の組み合わせ	区画サイズ (株数)			
	1	4	9	16
ルビーロウムシ x ツノロウムシ	-0.1247	-0.0530	-0.0466	-0.1105
ヤノネカイガラムシ x ルビーロウムシ	0.1712	0.2403	0.3401	0.3062
ツノロウムシ x ヤノネカイガラムシ	-0.0441	-0.0065	0.0363	0.0114

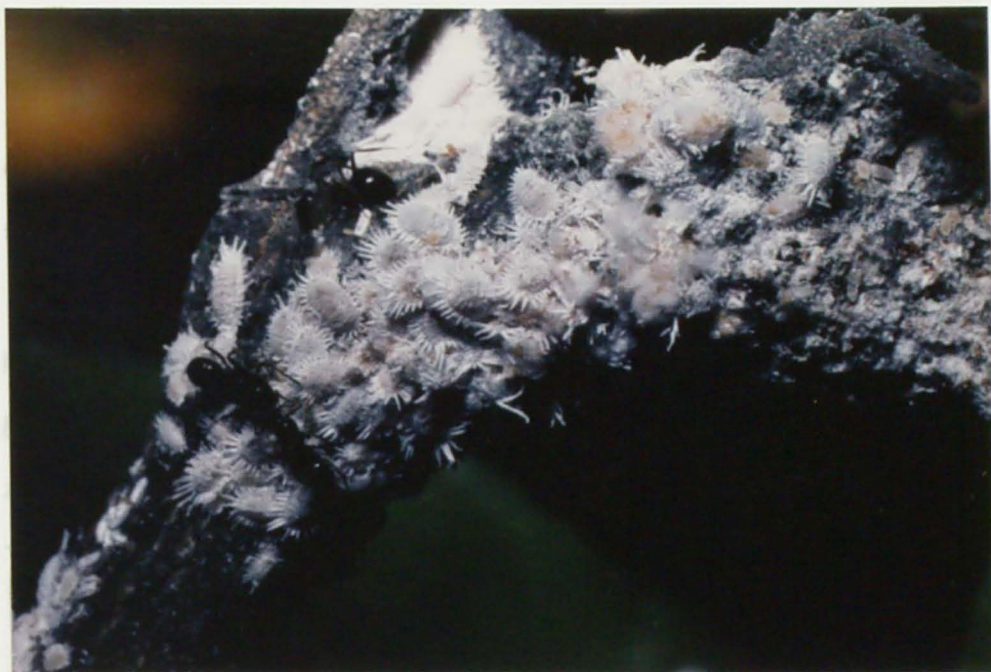
く、また、株数1と4の区画サイズでは正、株数9と16では負となった。すなわち、この2種は、前の2つの組み合わせに比べ、それぞれが独立に分布している傾向が強かった。

#### 4. 考察

ウンシュウミカンを寄主植物とする7種のカイガラムシのうち、ツノロウムシ、ルビーロウムシ、ミカンヒメコナカイガラムシ以外の4種は、半数以上の個体が葉を生息場所としていた。個体数をもっとも多かったヤノネカイガラムシが1枚の葉で単独に発見されることは多かったが、他の3種のカイガラムシが1枚の葉の上で単独で発見されることは少なく、ヤノネカイガラムシと一緒に同じ葉に定着している場合がほとんどであった（ここではデータを示さなかった）。ただし、1枚の葉のヤノネカイガラムシ個体数が極端に多く、葉色が黄変したり枯れ始めているような少数の葉では、他の3種の個体数は明らかに減少していた。平均的にみれば、これら4種は、同じ部位を生息場所として利用しているにも関わらず、排他的な分布傾向は認めらず、これらの種間には生息場所あるいは寄主植物資源をめぐる競争はほとんど生じていなかったと思われる。

葉を主に利用する4種のうち、ヒラタカタカイガラムシ、カメノコロウムシでは、利用部位が、葉以外では0歳枝、1歳枝など若い部分に限定されているが、ヤノネカイガラムシ、イセリアカイガラムシでは、利用部位がそれ以外の2歳以上の枝や幹など、広い範囲の部位に及んでいた。どのような要因によってこのような違いがもたらされているのかは、今後解明しなければならない問題である。考えられる要因として、吸汁の際に植物組織に挿入する口吻の長さ・形状の違い、吸汁部位の植物組織の化学的組成に対する栄養要求の違い、日照量・温度などの環境要因の違いなどが考えられる。野外での断片的な観察によれば、越冬期には、カメノコロウムシの大部分の個体は枝部に定着しており、多数のイセリアカイガラムシが地面近くの幹部に定着している。

ミカンヒメコナカイガラムシでは、7種のなかでもっともまんべんなく各部位を定着場所として利用している。どの部位においても、密集した集団を作って定着していることが多く（図版3-1）、さらに集団の多くは、廃棄されたクモの巣の跡、折れ曲がったり円筒状に巻きあがったりした葉、葉柄と枝の隙間、枝の分岐点、樹皮の割れ



図版3 - 1 ミカンヒメコナカイガラムシの個体が密集してできた集団。

目など外界から遮蔽された狭い閉鎖空間に形成されていた。したがって、本種は閉鎖空間を主に生息場所として利用しており、また、このような空間のある場所では、他種が高密度に発生している部位にも大きな集団を形成していることから、本種の寄主植物上の空間利用に対して他種の存在は影響していないと考えられる。

ツノロウムシの生息場所は0歳～6歳の枝、特に1・2歳枝に、ルビーロウムシの生息場所は0・1歳枝、特に0歳枝に集中していた。ここにデータは示していないが、2種の生息場所利用は他種の存在（の程度）によっても変化がなく、他種との種間競争によって、それぞれの生息場所が影響を受けているとは考えられなかった。むしろ、口吻の形状、吸汁様式あるいは部位の植物組織の性質に規定されて、それぞれの生息場所が規定されていると思われる（詳しくは第6章参照）。ただし、個体数の多い3種（ヤノネカイガラムシ、ツノロウムシ、ルビーロウムシ）の間に明確な生息部位の相違が見られ、これが過去の競争回避の結果（Connell, 1980）である可能性は残される。また、寄主植物を介した、異なる部位を利用する種間の資源をめぐる競争関係の存在は否定できない。

株以上の区画単位での優占3種間の分布の重複度（種間平均こみあい度）をみると、ルビーロウムシとツノロウムシは互いに排他的な分布をしめす傾向があり、この2種の間に、寄主植物を介して何らかの種間競争が作用している可能性が示唆された。これについては、第7章で詳しく検討する。

逆に、ルビーロウムシとヤノネカイガラムシは比較的分布の重複度が高かった。株内でも2種の定着場所はしばしば隣接しているのが観察され、ルビーロウムシが高密度に定着している0歳枝にヤノネカイガラムシも定着している場合がしばしば見られた。2種間の種間関係については、第5章（アリとの共生関係）、第7章（種間競争）で検討する。

ツノロウムシとヤノネカイガラムシは、互いに独立した分布をしめしており、空間分布様式からは2種の間の相互関係の具体的なあり方は推定できなかった。

株以上の区画サイズを単位とした  $m - \bar{m}$  関係から、優占種3種はいずれもそれぞれのコロニーを単位とする集中分布をしていることがしめされた。区画サイズの変化にともなう  $\rho$  (Iwao, 1972) の値の変化は、固着性カイガラムシの3種いずれも、株数が1から4の間の空間をコロニーサイズとする集中分布をしめしている。これは、3種の固着性カイガラムシでは、株間とくに隣接していない株への個体の移動率あるいは個体群の侵入定着率が低いことと強く関連していると思われる。また、これら3種は、株内の葉あるいは梢を区画単位とした分布においても、コロニーを単位とする集中分布をしめすことが知られている（西野, 1974; 市岡・井上, 1989）。こうしたことから、3種の固着性カイガラムシは、孵化直後の短い時間に移動・分散の機会が限られており、その移動能力も低いため、雌成虫（母虫）の周辺に定着が集中して集団（コロニー）が形成され、その分布が集中すると考えられる。ルビーロウムシとツノロウムシのしめす集中分布がそれらの個体群動態におよぼす効果については、第6章で論じる。

移動性4種のカイガラムシは発見できた個体数が少なく、空間分布の解析をおこなうことができなかったが、これらの種も移動能力が低く、単位枝間以上の距離を移動することはまれであり、集中度の高い空間分布をしめすものと思われる。単位枝ある

いは株単位でみた場合、野外においてこれらの種が単独で生息している場合はほとんどなかった。第5章で述べるように、移動性カイガラムシは甘露を盛んに分泌することによって多数のアリを誘引して随伴させており、その随伴アリによって天敵の攻撃が軽減されているものと思われる。こうした効果により、移動能力の制約による消極的な集団形成ではなく、アリの誘引効果を高めるために各個体が積極的に集中度を増している可能性がある。特に、先にのべたミカンヒメコナカイガラムシでは、各個体の体表面が直接接触するほどに密集した集団を形成しており、各個体が集合することによって集団が形成されている可能性が高い（第5章参照）。

## 4 章 カイガラムシの個体群動態と群集構造に与える天敵の効果

### 1. 緒言

これまで個体群生態学の立場から、植食性昆虫の個体群制御機構を明らかにするために、植食者の密度に対応した捕食・寄生の作用様式に関する研究が数多くなされてきた (Lotka, 1925; Volterra, 1926; Nicholson & Bailey, 1935; Solomon, 1949; Holling, 1959; Hassell, 1978; May, 1981; Chesson et al., 1986; Waage & Greathead, 1986 など)。個体群が天敵により制御されているのか、密度依存的な死亡過程が捕食・寄生によってもたらされているかという問題は、個体群生態学の最重要課題の 1 つであった (May, 1981; Hassell, 1985)。これらの研究の成果から、大部分の食植性昆虫では捕食の作用により、密度が環境収容力に達しない水準に抑えられていることが明らかになり、種内・種間競争は個体群の抑制や群集構造の決定においてあまり重要でないと考えられてきた (Hairston, et al., 1960; Menge & Sutherland, 1976; Lowton & Strong, 1981; Strong et al., 1984)。しかし、食植性昆虫群集について群集構成種各々の個体群サイズが捕食の作用により抑制されており、その結果、種間競争が回避されていることを明瞭に示めた研究は数少ない。

Lawton et al. (1974), Murdoch et al. (1984, 1985) は、餌種の密度に対応して選好性を密度の高い餌種に順次変更していく広食性の捕食者の存在が餌種個体群の大発生を妨げることを数理モデルによって予測し、さらに実際の生物学的防除の成功例における天敵の作用を検討して、個体群制御におけるそのような広食性捕食者の重要性を強調している。また、捕食者が競争能力の高い餌種や密度の高い餌種を選択的に攻撃することにより、群集内の種間競争が軽減され、群集の多様性をもたらしているという事例は、いくつかの生物群集において明らかにされている (たとえば、Paine, 1966; Lubchenko, 1978 など)。逆に、1 種またはごく少数の餌種に特殊化した天敵のはたつきは、その天敵と餌種の個体群動態を不安定化することが知られている (Huffaker, 1958; Murdoch et al., 1984, 1985)。同様に、競争能力の低い餌種を選択的に攻撃する

天敵は、個体群サイズの小さい種を時に絶滅に追い込むことにより群集の多様性を減じるはたらきをする (Begon et al., 1986)。いずれにせよ、捕食がおよぼす群集の作用を正確に知るためには、餌種構成と各餌種密度との関連において、天敵の選好性や採餌様式を知らなければならない。

以上のように種間競争よりも捕食の作用を重視する立場からは、第2章で明らかになった、長期にわたって安定していた固着性種と移動性種との密度の違いは、それぞれの種にかかる天敵の作用の強度の差や作用の様式の違いによってもたらされていると予想することができる。また第3章においては、複数種の間で生息部位でしめされる資源利用様式が大きく重複していることがしめされた。吸汁場所としての生息部位という資源をめぐる種間競争が強く作用していれば、種間の重複は小さくなるはずである。上に述べたように、資源利用における種間の重複をもたらす要因として、天敵の作用による種間競争の軽減が想定される。

本章では、以上の予想を検証するため、カイガラムシに対する捕食、寄生の作用に焦点をあて、カイガラムシ群集の構造に、捕食・寄生の作用がどのように影響しているのかを論ずる。具体的には、まず、調査地でもっとも個体数の多いカイガラムシ食の広食性捕食者であるヒメアカホシテントウの餌選好性を調べ、次にカイガラムシ各種にかかる捕食圧を測定し、さらに、いくつかのカイガラムシについてそれぞれの天敵（専食性の天敵を含む）の作用の密度依存性を分析する。

## 2. 方法

### 捕食性昆虫の摂食行動の野外観察

捕食性昆虫の種類相と餌の種類を明らかにするため、調査地で偶然発見することのできた捕食性昆虫を随時記録し、カイガラムシを捕食している場合はその行動を観察した。調査地において捕食行動を観察することができず、カイガラムシを捕食するかどうか明らかでなかった種については研究室に持ち帰り、直径10cm、高さ4cmの透明の円柱形プラスチック容器の中に入れ様々な種のカイガラムシを個別に与えて摂食行



動を観察して、捕食の有無を確かめた。

#### カイガラムシ食テントウムシ類の食性選好性実験

調査地においてもっとも個体数の多い広食性カイガラムシ食のヒメアカホシテントウのカイガラムシに対する餌選好性を、室内で2種の餌を同時に与えて、いずれの餌をよく食べるかを比較することによって調べた。1991年の6月13日から7月8日にかけて調査地で採集したヒメアカホシテントウの成虫（一部は2 - 3令幼虫）を、採集後56~80時間、水だけを与えて室内で飼育した後、1頭ずつ前項で述べたプラスチック容器の中に入れ、これに2種のカイガラムシを枝や葉に付着させたまま、さまざまな組み合わせで同時に与えた（表4-2）。カイガラムシを投与してから5分ないし10分後にテントウムシの行動を点検し、与えたカイガラムシを摂食している場合はしばらく観察を続けた。この時の摂食行動の有無にかかわらず、2時間後、8時間後、24時間、48時間後、72時間後、1週間後に容器の中のカイガラムシの被食状況を点検した。

#### サンプリング調査による捕食率・寄生率の推定

サンプリング調査（第2章参照）のデータの一部を用いて、ルビーロウムシとツノロウムシの1987年、1989年、1991年の11月初旬における調査地全体のアカヤドリコバチ類の第1世代による寄生率を各年次ごとに求めた。また、1989年5月から6月下旬のサンプリング調査の結果を用いて、両種に対するアカヤドリコバチ類の第2世代による寄生率を求めた。

上の3年次の11月初旬のサンプリング調査のデータに加えて、1988年、1992年の同じ時期に同様の方法でおこなったサンプリング調査の結果をもちいて、調査地全体のヤノネカイガラムシ雌成虫に対するテントウムシ類による捕食率と寄生率を各年次ごとに推定した。

カメノコロウムシについては、別のサンプリング調査をおこなって、寄生蜂（カメロウアカヤドリコバチ）による寄生率を調べた。1987年から1989年の9月中旬に、調査地よりランダムに二段抽出した20株上の各株6ヶ所の単位枝に定着しているカメノ

コロウムシ全個体を採集し、生死の別、寄生蜂による脱出孔の有無を調べ、カメロウアカヤドリコバチ第1世代による寄生率を求めた。また、1990年と1991年の5月中旬に、ランダムに選んだ20株上のすべての越冬成虫について寄生の有無を調べ、カメロウアカヤドリコバチ第2世代による寄生率を推定した。

ヒラタカタカイガラムシについては、1986年、1988年、1990年、1991年の各年5月中旬から6月下旬までの期間に各1回と、1987年8月30日、1992年7月25日、1988年10月15日の計7回、ランダムに選んだ成木20株上から葉500枚をランダムに選び、そこに定着している体長3mm以上のヒラタカタカイガラムシ個体について生死の別と寄生の有無を調べた。

以上5種のカイガラムシに対する寄生（捕食）率は、サンプルした単位枝で発見することのできた調査対象とする発育段階の全死亡虫数と全生存虫数の和に占める被寄生虫（被捕食虫）数の割合と定義した。

#### 天敵の効果の密度依存性の検出

前項のサンプリングのデータをもちいて、ルビーロウムシとツノロウムシの密度に対するアカヤドリコバチ類（それぞれルビーアカヤドリコバチ、ツノロウアカヤドリコバチ）第1世代による寄生の密度依存性を調べた。

アカヤドリコバチ第1世代の寄生による死亡は3令期の初期にはたらくものと考え（第1章参照）、Varley & Gradwell (1960)の方法を用いて、3令幼虫の密度（ $N_{p1}$ ）に対する寄生率（ $k_{p1}$ ）の回帰関係を解析した。サンプルした単位枝に付着している、死亡個体・被寄生個体を含む3令幼虫以上に達した個体の総計を、単位枝あたりの3令幼虫に達した個体数、 $N_{p1}$ とした。 $N_{p1}$ から、脱出孔あるいは寄主内部に寄生蜂の幼虫の活動が認められた被寄生個体の合計を差し引いたものを $N_{p1+1}$ （単位枝あたりの寄生を免れた3令幼虫の個体数）とした。2令後期以前の寄主個体内で寄生者が死ごもりしたもの、11月初旬のサンプリング時までには落下した個体は考慮しなかった。そして、Varley & Gradwell (1960)の方法に従い、 $k_{p1} = \log(N_{p1} + 1) - \log(N_{p1+1} + 1)$ と定義した。

また、ヤノネカイガラムシに対するテントウムシ類などの捕食性天敵による捕食と、1987年に導入放飼した2種の寄生蜂による寄生の密度依存性を、ルビーロウムシなどと同様にVarley & Gradwell (1960)の方法によって解析した。ヤノネカイガラムシについては、サンプリング調査では正確な寄生率、捕食率が推定しにくかったので、個体識別した2令幼虫以降の雌個体を一定期間野外で飼育し、各年次の捕食率と寄生率や、その密度依存性を解析した。ヒメアカホシテントウを中心とする捕食性天敵による捕食率については1988年の夏に、導入したコバチ2種による寄生率については1989年と1991年のそれぞれ秋に野外飼育をおこなった。以下に実際の手順をのべる。

1988年7月12日に、任意に選んだ9株から1株あたり約180枚(153~221枚)の0歳葉を任意に選び、そこにいたすべての2令期以降の幼虫(5440個体)を標識して、野外の自然条件下においた。8月16日に調査対象のすべての葉を切除してもち帰り、個体識別したヤノネカイガラムシの生存状況、捕食痕を調べた。飼育期間中に脱落した個体と2令期のまま死亡した個体(開始時の14.14%)は解析より除外した。この飼育をおこなった1988年夏には、導入放飼した2種の寄生蜂による死亡はほとんど確認されなかった。

1987年に導入放飼した2種の寄生蜂による寄生率とその密度依存性を調べるために、1989年9月16日から10月15日と1991年9月15日から10月26日にかけて、それぞれ1223頭と2116頭の未成熟成虫を対象に、同様の野外飼育をおこなった。飼育期間中に脱落した個体や未成熟成虫の段階のまま死亡した個体(2つを合わせたものは、それぞれ開始時の8.34%、9.40%であった)と、捕食を受けた個体(同じく、それぞれ26.66%、2.74%)を解析対象から除外した。

以上3つの実験において、飼育開始時の個体数を $N_i$ 、終了時までに捕食あるいは寄生を受けなかった個体の数を $N_e$ とし、これらをもとに捕食あるいは寄生による死亡率 $k_p (= \log(N_i+1) - \log(N_e+1))$ を求めて回帰分析をおこなった。

さらに、コバチ2種の寄生率を個別に分けて同様の分析をおこなった。この際、ヤノネキイロコバチが未成熟成虫きから成熟初期のヤノネカイガラムシ雌個体を寄主として選好するのに対してヤノネツヤコバチが成熟後の雌個体を寄主として選好する

(Takagi, 1991) ので、まずヤノネキイロコバチの寄生がおこり、ついでヤノネツヤコバチの寄生による死亡が生じると考えて解析をおこなった。すなわち、ヤノネキイロコバチにとっての寄主密度を2種のコバチをこみにしたときと同様に飼育開始時の個体数にもとづき、ヤノネツヤコバチにとっての寄主密度は飼育開始時の個体数からヤノネキイロコバチによって寄生を受けた個体数を除いたものに基づいた。

#### 網かけによる野外飼育

カメノコロウムシを除く6種のカイガラムシについて、網かけによって天敵を排除した条件下（網かけ区）と操作を加えない自然条件下（対照区）の両方で野外において一定期間飼育をおこない、その生存率あるいは繁殖率を比較した。植物内部の生理条件など株間の差をなくすために、調査地に隣接するウンシュウミカン園において、同じ株の同じようなサイズ・形態の、食害を受けていない単位枝（または単位梢）1対を選んで、一方に網かけ区、他方に対照区を設定した。カイガラムシを含めた食植性昆虫の発生が著しい株は実験にもちいかなかった。また、実験を始める約2ヶ月前に、実験にもちいた株からはカイガラムシの全個体を除去した。それぞれの種の実験において、反復を10組つくり、処理間で生存率あるいは繁殖率の平均値を比較し、さらにWilcoxonの符号順位検定をおこなった。野外飼育をおこなっている間、寄生者や捕食者の侵入を防ぐため、一部の網の内部に発生したアブラムシ類を除去する場合を除いて、飼育が終了する時点まで網かけ区の網は一度もはずさなかった。

1990年6月7日、ミカンヒメコナカイガラムシの成虫と終令幼虫からなるコロニーを、その成員を20頭にそろえて（余りは除去）、コロニーが形成されている葉ごとそれぞれの処理区に導入した。3日後、コロニー全体が処理区の生葉に移動しているのを確認してから、網かけ区にはテترونゴースでできた50×50×100 cmの大きさの網で処理区のある単位枝全体を包み根元を糸で縛った。約1世代が経過した同じ年の8月3日まで、2週間に1度、処理区内の個体数を記録した。最終観察日における成虫・終令幼虫個体数の合計と導入時の個体数（20頭）の比をもって繁殖率とした。

イセリアカイガラムシについては、卵嚢が十分成熟した雌成虫2頭をそれぞれの処

理区に、1991年6月18日に導入した。網かけ区には導入直後に網をかけ、1世代が完了するまで、ミカンヒメコナカイガラムシ同様、2週間に1度個体数を記録し、最終的に卵嚢を形成した雌成虫数を記録した。この野外飼育期間中にイセリアカイガラムシが著しく増加したが、そのうち任意に選んだ6ヶ所については野外飼育を継続した。1991年8月13日に、一部の個体を除去して各区の雌成虫数を15個体にそろえ、3ヶ所からは網をとり除き、残りの3ヶ所にはそのまま網をつけておき、同様の野外飼育を1992年5月9日まで続行した。

ヒラタカタカイガラムシはすべての発育段階が寄生蜂の攻撃を受け、その攻撃頻度も非常に高いと思われたので、まず両方の処理区に一定期間（1989年10月17日～1990年6月7日）網をかけてヒラタカタカイガラムシの個体数を増やしてから、一方の区の網をとり、他方は網をつけたままにして、6月7日より野外飼育を開始した。飼育開始時に大部分の個体を除去し、ヒラタカタカイガラムシの成虫が1処理区あたり20個体だけ残るようにした。約1週間ごとに個体数、死亡要因などを確認して、上記2種同様、1世代が経過するまで野外飼育を続けた。ヒラタカタカイガラムシでは、虫体の内部が透き通っているためコバチ類による内部寄生が早い段階で確認することが可能であり、また、コバチ類による脱出孔もよく確認できるので、比較的容易に寄生率を知ることができた。そこで、対照区の発育段階別の寄生率も記録した。

ヤノネカイガラムシは飼育開始時の個体数の調節をおこなわず、密度グレイド2（第2章参照）の株において2つの処理区を一定期間（1988年5月22日～1988年8月13日）設定し、1ヶ月に1度、処理区内の個体数と被捕食個体数を記録した。一部の、捕食された成熟した雌成虫の個体は、カイガラの残骸により確認できた。前年に放飼した2種の寄生蜂が確認された株やその近辺の株での結果は分析より除外した。

ルビーロウムシとツノロウムシでは定着から繁殖までの生存率を2つの処理区間で比較した。ルビーロウムシでは約20cmの長さの0年梢1ヶ所を、ツノロウムシでは約20cmの長さの1年梢1ヶ所をそれぞれ1つの処理区に割り当て、対照区と網かけ区が隣接するようにした。飼育を開始する前に繁殖雌成虫を導入して2つの処理区に多数の1令幼虫を定着させた。1989年7月25日に2種それぞれの2令幼虫を処理実験区1

ヶ所あたり100頭になるように多数の個体を除去して、網かけを開始した。その後、翌年（1990年）の7月10日まで、対照区については約1ヶ月に1度の間隔で個体数と被寄生・被捕食個体数を記録した。ヤノネカイガラムシ同様、残されたカイガラ破片により捕食や寄生は確認できた。また、ルビーロウムシの内部に寄生しているルビーアカヤドリコバチの幼虫が成育すると、ルビーロウムシのカイガラの色が黒く変色するので、こうした個体には標識をつけて記録して放置した。

ルビーロウムシとツノロウムシ以外の野外飼育においては、いくつかの個体は対照区の単位枝から外へ分散する可能性がある。それらの個体をもらさず追跡するために飼育に使用した株全体を調査対象とした。単位枝から離れた部位に定着した個体については、定着部位付近の寄主植物の表面に速乾性水性塗料（商品名ボスカ、三菱鉛筆（株）製）で標識をつけて位置を記録し、生存過程を追跡した。（なお、結果的には、生存個体の90%以上は単位枝の根元から50cm以内の部分で分枝している単位枝で発見され、ほとんどの場合、対照区とした単位枝から遠くはなれた同一株内の別の部位で生存個体を発見することはなかった。）2つの処理区を設定した株から別の株へ分散した個体については無視した。

### 3. 結果

#### （1）カイガラムシ各種を攻撃する捕食者

調査地で採集・観察することのできた捕食者を表4-1に示した。

このなかでヒメアカホシテントウの個体数をもっとも多く、成虫、幼虫ともに、ヤノネカイガラムシ、カメノコロウムシ、ヒラタカタカイガラムシを捕食しているところが野外において観察された。特に、ヤノネカイガラムシはヒメアカホシテントウの主要な餌となっており、冬期以外、年間を通じて、ヒメアカホシテントウの幼虫あるいは成虫はすべての発育段階のヤノネカイガラムシを頻繁に捕食していた。また、サンプリング調査（第2章参照）からもヒメアカホシテントウによると思われる食痕のついたヤノネカイガラムシの死骸（図4-1）が多数得られた。また、ヒメアカホシテ

表4-1 調査地で観察されたカイガラムシの捕食者とその餌選好性。餌選好性は、1986年から1992年にかけて調査地で随時おこなった100回以上に及ぶ観察における捕食行動の観察頻度と、摂食実験（本文参照）による選好度の2通りの定性的な指標で結果を表した。5種のテントウムシ科の捕食者では幼虫と成虫の間に明瞭な餌選好性の違いは認められなかった。残りの3種（sp. D, E, F）は幼虫のみを対象としている。

捕食者	餌 種						
	ヤノネカイガラムシ	ルビローロウムシ	シノロウムシ	カメノコロウムシ	ヒラタカカイガラムシ	ミカンヒメコメカイガラムシ	イセリアカイガラムシ
ヒメアカホシテントウ <i>Chilocorus kuwanae</i> (ヒメテントウ類)	a++	c-	c-	+	a+	b-	c-
sp. A	b+	d+	d+	-	-	a+	-
sp. B	b+	d+	d+	-	-	±	-
sp. C	b+	d+	d+	-	-	±	-
ベダリアテントウ <i>Rodolia cardinalis</i> (クサカゲロウ科)	d-	d-	d-	-	-	-	a++
sp. D	d-	d-	d-	d-	d-	a++	a-
(タマバエ科)							
sp. E	±	-	-	-	-	±	-
(ヒラタアブ科)							
sp. F	±	-	-	-	-	±	a-

- (摂食実験の結果)
- a あらゆる発育段階の餌種を捕食した。
  - b 特定の発育段階の餌種のみを捕食した。
  - c 餌として好まず、ほとんど捕食しなかった。
  - d まったく捕食しなかった。
- (観察結果より)
- ++ 野外で頻繁に捕食が観察された。
  - +
  - ± 餌種の個体や集団付近にしばしば待機していたが、捕食行動は観察できなかった。
  - 観察記録なし。



図4 - 1 ヤノネカイガラムシ雌成虫のカイガラにつけられた、ヒメアカホシテントウの成虫の捕食痕。

ントウの雌成虫は、カイガラを傷つけずにヤノネカイガラムシ雌成虫を捕食し、カイガラの下に1個、産卵する習性をしばしばしめした。サンプリング調査で発見されたヒメアカホシテントウの卵の88.6% (N=70) がヤノネカイガラムシ雌成虫のカイガラの下から発見された。

他の4種がヒメアカホシテントウに捕食されているところは野外で観察されなかった。ヤノネカイガラムシと共に、イセリアカイガラムシ、ルビーロウムシ、ツノロウムシ、ミカンヒメコナカイガラムシをそれぞれ同時に与えると、ヒメアカホシテントウはヤノネカイガラムシを優先的に捕食した(表4-1)。定着後数日以上が経過してロウ状のカイガラを形成したルビーロウムシとツノロウムシをそれぞれ単独で与えても、ヒメアカホシテントウはこれらをほとんど捕食しなかった。ただし、定着前の1例幼虫は両種ともに好んで捕食された。ヒメアカホシテントウの選好性について、ヒラタカタカイガラムシとヤノネカイガラムシの間に大きな差はなかった。

ヒメテントウ類は少なくとも3種がカイガラムシのいずれかの種を捕食していることが確認された(表4-1)。いずれの種類もヤノネカイガラムシの幼虫や雄個体を捕食したが、室内飼育下でも、ヤノネカイガラムシの雌成虫は、3種のヒメテントウ類



にほとんど捕食されなかった。種類Aであらわされるヒメテントウは、幼虫の体表が厚い白色のロウ状物質で覆われており、この幼虫が、ミカンヒメコナカイガラムシの集団内でしばしば発見された。幼虫がミカンヒメコナカイガラムシを捕食しているところがよく観察され、室内で与えると好んで摂食した。ただし、野外において、この種はアブラムシ類を主な餌としていた。成虫は他の2種の成虫と共に、ヤノネカイガラムシの雄の集団内で発見されることがほとんどであった。種B、Cの成虫もミカンヒメコナカイガラムシの集団でも発見されたが、捕食しているかどうかは確認できなかった。この2種の幼虫は発見できなかった。

ベダリアテントウは、イセリアカイガラムシの密度が高い株や単位枝で頻繁に観察された。イセリアカイガラムシの脱皮痕や被食痕が多数見られる枝の周辺では、ベダリアテントウの幼虫あるいは成虫を発見する確率が高かった。室内で飼育すると、ベダリアテントウは、幼虫、成虫ともに、すべての発育段階のイセリアカイガラムシを餌とし、蛹化、羽化にいたった。

野外において、ベダリアテントウがイセリアカイガラムシ以外のカイガラムシを攻撃、捕食しているところはまったく観察されなかった（表4-1）。また、室内で、ヤノネカイガラムシの雌2令幼虫と雌成虫、ルビーロウムシの2令幼虫と成虫、ツノロウムシの2令幼虫と成虫をそれぞれ与えても、ベダリアテントウはこれらをまったく摂食しなかった。

ミカンヒメコナカイガラムシがクサカゲロウ科の一種（sp.D）の幼虫によって捕食されているところが野外でしばしば観察された（表4-1）。1991年6月18日に採集した幼虫に、ミカンヒメコナカイガラムシを与えて室内で飼育したところ、約40個体の若令幼虫と5頭の成虫を食し、1度脱皮した後、7月10日に蛹化し、15日に羽化した。クサカゲロウの幼虫は、室内ではイセリアカイガラムシも好んで捕食したが、他の種のカイガラムシはまったく捕食しなかった（表4-1）。

ヤノネカイガラムシの雄成虫の集団内やミカンヒメコナカイガラムシの集団内から、ヒラタアブ類の一種（sp.F）の幼虫とタマバエ科の一種（sp.E）の成虫がしばしば発見された。しかし、捕食しているかどうかは確認できなかった。

## (2) カイガラムシに対するヒメアカホシテントウの餌選好性

ヒメアカホシテントウに2種の餌を同時に与えた時の、時間の経過にともなう累積摂食個体数を表4-2に示した。また、一方の餌が他方の餌に対して何倍選好されたかを示す指標として、供与個体数に対する1週間後の累積摂食個体数の比率の2種の間の比をとり、分割表に示した(表4-3)。

ヤノネカイガラムシの(雌)成虫は、ヒラタカタカイガラムシ成虫と若令幼虫、ミカンヒメコナカイガラムシの成虫と若令幼虫、ルビーロウムシ・ツノロウムシそれぞれの2令幼虫、イセリアカイガラムシの成虫のいずれよりも摂食率が高かった。いずれの組み合わせの摂食実験においても、ヤノネカイガラムシの供与個体数は他方の種の供与個体数以下であり、また、1個体ずつ散在したかたちで与えており、容器内をヒメアカホシテントウはくまなく歩行している過程で、他方の餌種に頻繁に遭遇しているにもかかわらず、ヤノネカイガラムシを好んで摂食した。

ヤノネカイガラムシを除くと、ヒラタカタカイガラムシの成虫とミカンヒメコナカイガラムシ若令幼虫がほぼ同程度に好まれ、次いで前者の若令幼虫と後者の成虫がやはりほぼ同じ程度に好まれた。ただし、ヒラタカタカイガラムシの若令幼虫は、供与後5～10分後から摂食されており、その後も摂食個体数の累計は時間の経過とともに増加した(表4-2)ことから、供与個体数が多すぎたためにヒラタカタカイガラムシ若令幼虫の摂食率が数字上低くなっているだけで、これに対する選好度はその成虫と同程度かそれ以上であると推察された。実験(e)の5～10分後の2度の観察において、ミカンヒメコナカイガラムシの成虫がヒメアカホシテントウに攻撃されているところを目撃したが、いずれの場合も、ミカンヒメコナカイガラムシは甘露を大量に分泌するとともに歩行によって逃亡した。この時、ヒメアカホシテントウは甘露をなめるにとどまり、ミカンヒメコナカイガラムシを追跡しなかった。

ルビーロウムシの2令幼虫は、ヤノネカイガラムシ雌成虫、ミカンヒメコナカイガラムシの若令幼虫、ヒラタカタカイガラムシの若令幼虫と同時に与えられた場合、ほとんど摂食されなかった。ツノロウムシ2令幼虫とイセリアカイガラムシ成虫も、ヤノネカイガラムシ雌成虫とともに与えられるとまったく摂食されなかった。

表 4-2 ヒメアカホシテントウの餌選好性。一定期間絶食させたヒメアカホシテントウの成虫または老令幼虫に、室内で2種類の餌種を同時に与えた後の時間の経過にともなう、摂食個体数の累計を示す。反復数は、組合わせ(a)が6、(e)(g)(h)が2、(f)(i)が1、その他は3で、表中にはそれぞれの反復のデータを全部込みにした値を示してある。

餌の組み合わせ	実験開始からの経過時間（時間）								供与個 体総数	摂食率** （%）
	0.1*	2	8	24	48	72	168			
a ヤノネカイガラムシ成虫 ルビーロウムシ2令幼虫	5 0	8 0	21 0	30 0	39 2	57 4	57 17	60 300	95.0 5.7	
b ヤノネカイガラムシ成虫 ツノロウムシ2令幼虫	3 0	6 0	11 0	21 0	26 0	26 0	26 0	30 150	86.7 0.0	
c ヤノネカイガラムシ成虫 ヒラタカタカイガラムシ成虫	3 0	6 0	11 0	21 0	26 2	26 2	26 4	30 7***	86.7 57.1	
d ヤノネカイガラムシ成虫 ヒラタカタカイガラムシ若令幼虫	1 1	2 3	5 13	11 13	15 23	20 28	25 51	30 300	83.3 17.0	
e ヤノネカイガラムシ成虫 ミカンヒメコナカイガラムシ成虫	1 0	1 0	4 0	8 0	10 0	14 0	16 3	20 20	80.0 15.0	
f ヤノネカイガラムシ成虫 ミカンヒメコナカイガラムシ若令幼虫	0 1	1 14	3 31	6 31	9 43	11 55	12 65	20 200	60.0 32.5	
g ヤノネカイガラムシ成虫 イセリアカイガラムシ成虫	0 0	3 0	4 0	7 0	10 0	12 0	16 0	20 20	80.0 0.0	
h ミカンヒメコナカイガラムシ若令幼虫 ルビーロウムシ2令幼虫	2 2	4 6	11 8	20 8	35 8	52 8	78 10	100 100	78.0 10.0	
i ヒラタカタカイガラムシ若令幼虫 ルビーロウムシ2令幼虫	0 0	0 0	0 0	9 0	22 0	39 0	50 0	50 50	100.0 0.0	

\* 正確には餌供与後5分～10分の間に、計測と観察をおこなった。

\*\* 摂食率(%) = (168時間後の累積摂食個体数 / 供与個体数) × 100

\*\*\* 供与個体9頭のうち2頭に、コバチ類による寄生が供与後確認されたため、計算より除外した。

表4-3 餌2種に対するヒメアカホシテントウの摂食率の比。摂食率は表4-2  
に示したものをを用いた。表に示した比は、「餌種の摂食率」／「比較の  
対象とする餌種の摂食率」と定義した。

餌 種	比較の対象 とする餌種	ヤノネ雌成虫	ヒラタ雌成虫	ヒメコナ若令幼虫	ヒラタ若令幼虫	ヒメコナ雌成虫	ルビー2令幼虫	ツノロウ2令幼虫	イセリア雌成虫
ヤノネ雌成虫		X	1.52	1.85	4.90	5.33	16.76	∞ *	∞ *
ヒラタ雌成虫		0.66	X	-	-	-	-	-	-
ヒメコナ若令幼虫		0.54	-	X	-	-	7.80	-	-
ヒラタ若令幼虫		0.20	-	-	X	-	∞ *	-	-
ヒメコナ雌成虫		0.19	-	-	-	X	-	-	-
ルビー2令幼虫		0.06	-	0.13	0.00	-	X	-	-
ツノロウ2令幼虫		0.00	-	-	-	-	-	X	-
イセリア雌成虫		0.00	-	-	-	-	-	-	X

\* 比較の対象とする餌種の摂食率が0であった。

### (3) カイガラムシ各種の増殖（生存）率にあたる天敵除去の効果

6種のカイガラムシについての網かけ実験の各反復における網かけ区と対照区の生存率または繁殖率を表4-4に示した。また、それぞれの処理全体の平均値（表4-4の右端に示してある）を図4-1と図4-2に図示した。

ミカンヒメコナカイガラムシ、イセリアカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、ヤノネカイガラムシにおいては、夏（5,6月～7月）の1世代経過後の繁殖率は、天敵を排除した網かけ区で対照区よりも有意に高かった（表4-4(a)～(d)、Wilcoxonの符号順位和検定、 $T=0$ または $T=1$ 、いずれも $P<0.01$ ）。しかし、ルビーロウムシとツノロウムシの定着から繁殖開始までの生存率では、前4種同様に平均値で比べると網かけ区の方が高い値を示したが、10反復では網かけ区と対照区の間には有意差が検出されなかった（表4-4(e),(f)、Wilcoxonの符号順位和検定、それぞれ $T=8.5$ と $T=10.5$ 、いずれも $0.05<P<0.1$ ）。

網かけ区と対照区の間には繁殖率に有意差のあった4種のカイガラムシについて、処理間の中で繁殖率の平均値を比べると、ヤノネカイガラムシ以外は増殖率が1を下まわった（図4-1）。ヒラタカタカイガラムシでは、対照区の平均増殖率は0.02と非常に低く、網かけ区の約100分の1となった。イセリアカイガラムシとミカンヒメコナカイガラムシにおいては、対照区の平均増殖率は網かけ区のそれぞれ約20分の1、約8分の1となった。ヤノネカイガラムシでは、対照区の平均増殖率は網かけ区の約半分となり、網かけによる増殖率の増加は前3種と比べて小さく、値も1.58と1をかなり上まわった。ルビーロウムシとツノロウムシでは、いずれも、対照区での定着から繁殖開始までの平均生存率は網かけ区の値の約3分の2であった（図4-2）。

ミカンヒメコナカイガラムシとイセリアカイガラムシでは、痕跡として残るようなカイガラを形成しないので、死亡要因をほとんど特定することができなかったが、網かけ実験中において、この2種のカイガラムシを捕食する昆虫をいくつか目撃した（結果は表4-2に含めて示した）。

イセリアカイガラムシの3つの対照区では、あわせてベダリアテントウの幼虫7頭と成虫2頭が目撃され、イセリアカイガラムシを捕食しているところも観察された。

表4-4 6種類のカイガラムシにおける網かけによる天敵除去の生存率・増殖率に与える効果。網をかけずに自然条件下で飼育したものを対照 (Unbagged) とした。(a)~(d)は1世代間の増殖率を、(e)と(f)は定着から繁殖開始までの百分率でしめた生存率をあらわす。

(a) ミカンヒメコナカイガラムシ

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	12.70	3.90	14.60	0.75	0.25	3.85	5.20	1.95	4.35	7.70	5.53
Unbagged	1.25	0.15	3.25	0.00	0.00	0.10	2.20	0.00	0.05	0.10	0.71

Wilcoxon-test,  $T = 0, p < 0.01$

(b) イセリアカイガラムシ

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	12.0	20.0	9.5	14.5	18.5	24.0	5.5	10.0	19.5	7.5	14.55
Unbagged	0.0	1.5	0.0	0.0	3.0	1.0	0.5	0.0*	0.0	1.5	0.75

Wilcoxon-test,  $T = 0, p < 0.01$

(c) ヒラタカタカイガラムシ

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	0.90	0.50	0.00	1.90	1.80	0.55	0.15	0.35	12.55	1.80	2.05
Unbagged	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.05	0.02

Wilcoxon-test,  $T = 0, p < 0.01$

(d) ヤノネカイガラムシ \*\*

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	4.87	3.94	3.76	6.92	2.38	2.79	3.40	3.60	2.84	3.75	3.58***
Unbagged	3.00	1.08	1.83	2.45	0.81	3.57	0.47	2.38	1.93	1.27	1.58***

Wilcoxon-test,  $T = 1, p < 0.01$

(e) ルビーロウムシ

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	25	9	5	19	23	4	19	12	4	7	12.70
Unbagged	18	4	7	25	13	8	6	2	0	1	8.40

Wilcoxon-test,  $T = 8.5, 0.05 < p < 0.1$

(f) ツノロウムシ

Replication	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Mean
Treatment											
Bagged	1	10	15	0	3	7	1	0	3	0	4.00
Unbagged	5	12	9	1	0	1	0	0	0	0	2.80

Wilcoxon-test,  $T = 10.5, 0.05 < p < 0.1$

- \* 約1世代経過後に4頭の2~3令幼虫を確認した。
- \*\* 飼育開始時の生存雌成虫個体数は一定にそろえなかった。飼育開始時の単位枝あたり個体数と葉あたり個体数は、それぞれ11~70頭、0.177~0.458頭の範囲にあり、各反復内では葉あたり個体数の比は1.29以下であった。
- \*\*\* 2つの処理ごとに全反復の飼育開始時と1世代経過後の生存雌成虫数を合計し、それらの数値から各処理全体の平均値をもとめた。

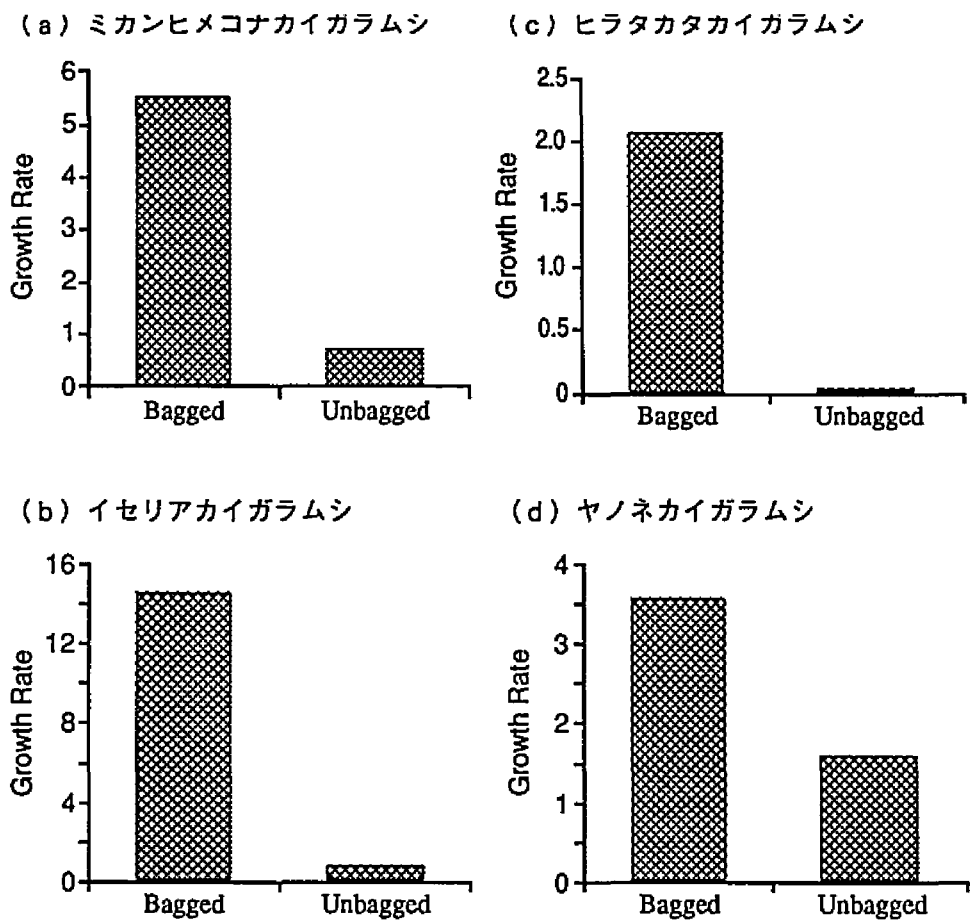


図4-1 4種のカイガラムシの繁殖率に与える網かけによる天敵排除の効果。網をかけずに自然条件下においたものを対照として、10反復の平均値(表4-2参照)を図示した。

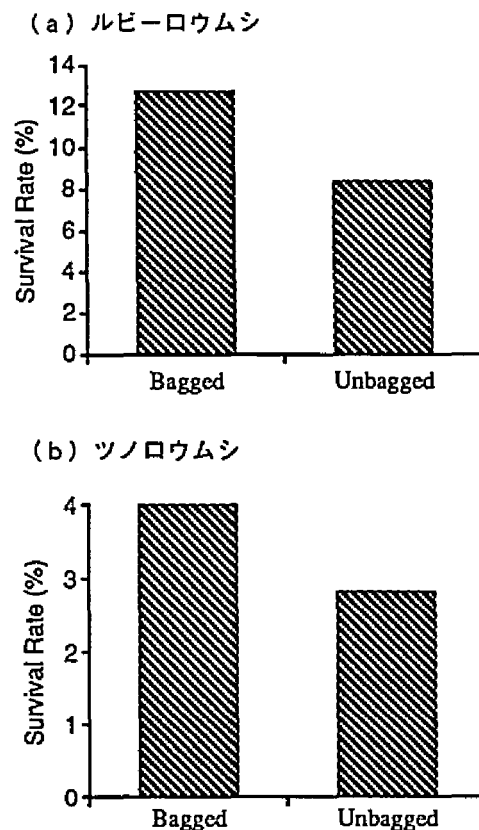


図4-2 ルビーロウムシとツノロウムシの生存率に与える網かけによる天敵排除の効果。網をかけずに自然条件下においたものを対照として、10反復の平均値(表4-2参照)を図示した。

そのうち2つの対照においては、イセリアカイガラムシの母虫を移植してから4週間後にベダリアテントウの幼虫の発生が確認されたが、次の2週間後にはイセリアカイガラムシ、ベダリアテントウともに姿を消し、ベダリアテントウの蛹の脱皮痕のみが残されていた。別の1反復においては、母虫移植後6週間後に成虫が観察された。これらの対照区ではいずれもイセリアカイガラムシは全滅した。

ヒラタカタカイガラムシでは、対照区において定着が確認された幼虫3289頭

(全10反復の合計)のうち78.99%が老令幼虫に達するまでに死亡した(図4-3(a))。また、老令幼虫(体長が2mm以上となったものを老令幼虫とした)に達した個体の51.37%と成虫(3mm以上の個体を成虫とした)に達した個体の82.22%がコバチ類による寄生により死亡した。成長が著しく遅れ、カビが生えたり乾燥しはじめたりした個体は成長停止による死亡とした。成長停止による死亡は、若令幼虫の26.18%、老令幼虫の20.41%、成虫の8.89%で確認された。捕食による死亡はほとんど確認されなかった。一方、網かけ区においては、定着幼虫個体の62.35%の個体が老令幼虫まで成長し、そのうちの29.60%が成虫に達した。成虫に達した個体の大部分(72.18%)が繁殖を開始した(図4-3(b))。いずれの発育段階でもかなりの割合で成長停止による死



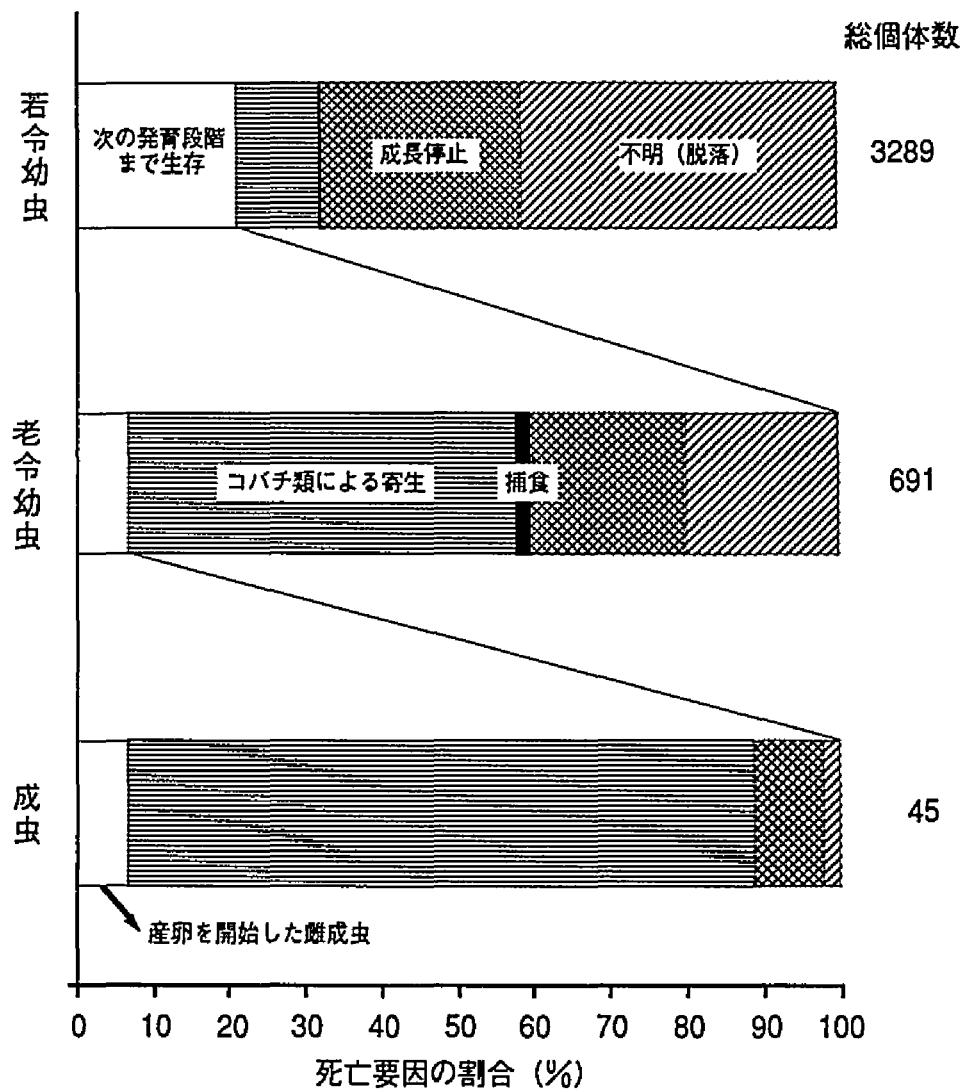


図 4-3 (a) ヒラタカタカイガラムシの網かけ実験の対照区における発育段階別の死亡要因の割合。定着後から 2 mm に達するまでの期間の死亡を若令幼虫期の死亡、2 mm 以上 3 mm 未満の期間の死亡を老令幼虫期の死亡、3 mm 以上産卵開始までの死亡を成虫期の死亡とした。

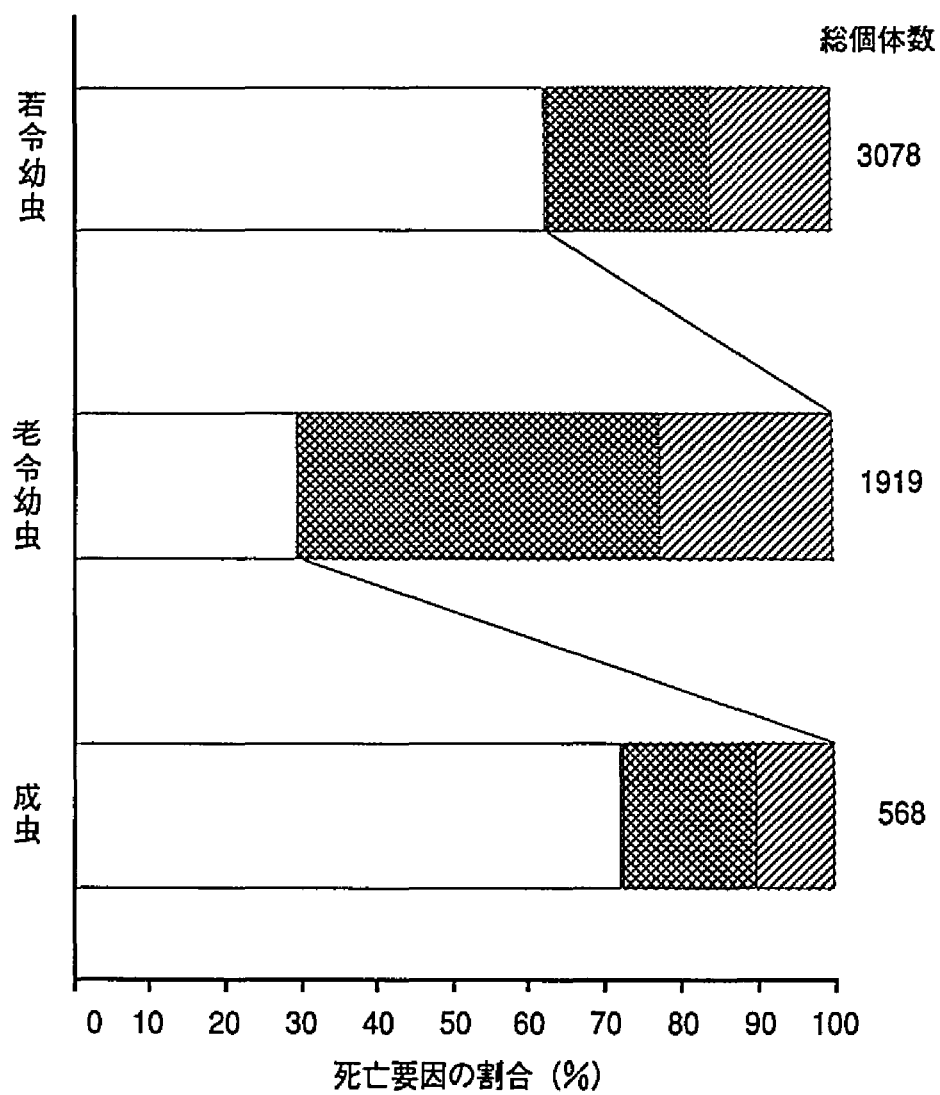


図4-3(b) ヒラタカタイガラムシの網かけ実験の網かけ区における  
 発達段階別の死亡要因の割合。凡例などは(a)と同じ。

亡が観察された。若令幼虫の段階では対照区と網かけ区の違いはほとんどなかったが、この発育段階での網かけ区の成長停止と不明（脱落）をあわせた死亡率は対照区の同じ死亡率の約半分（0.56倍）であった。対照区では老令幼虫以降は、カイガラムシが排泄する甘露とそれに発生するスス病菌によると思われる死亡が増加した。甘露またはスス病の発生に起因すると推測される死亡個体は、老令幼虫時で発育停止個体の65.86%、成虫時で同22.00%を占めた。対照区では、アリの随伴が観察され、甘露による悪影響はほとんどないと推測された。

網かけ実験におけるヤノネカイガラムシの雌成虫の被捕食率を表4-5に示す。被捕食個体のほぼ全部に、ヒメアカホシテントウの捕食痕が確認された。雌成虫以外のカイガラは小さくて脱落しやすい上に、途中の調査間隔が長かったので、未成熟成虫より若い発育段階の死亡個体数や死亡要因は特定できなかった。また、雄個体についてはデータをとらなかった。

表4-5 網かけ実験の対照区におけるヤノネカイガラムシ雌成虫の捕食率。被捕食個体のほぼ全てにヒメアカホシテントウによる捕食痕が確認された。上段の値は、飼育終了時まで確認された全成熟雌成虫数をあらわしている。下段の捕食率は、成熟雌成虫個体総数に占める被捕食個体数の割合を百分率で示したものである。

	反 復										総 計
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
成熟した雌成虫 個体の総数	57	64	65	63	60	118	41	126	135	148	877
被捕食個体数	24	8	10	14	31	43	17	34	31	59	271
捕食率 (%)	42.1	12.5	15.4	22.2	51.7	36.4	41.5	27.0	23.0	39.9	30.9

ルビーロウムシとツノロウムシそれぞれの、処理ごとの発育期間別の死亡要因の割合を図4-4と図4-5に示した。いずれの種も、発育段階を幼虫期、越冬期（越冬虫の成虫期）、卵巣成熟期の3つの段階に分けた。越冬期間は11月上旬の調査時から5月中旬の調査時までとし、この期間中を越冬期、その前後をそれぞれを幼虫期、卵巣成熟期とした。いずれの種においても、越冬期には寄生蜂による死亡は確認されな

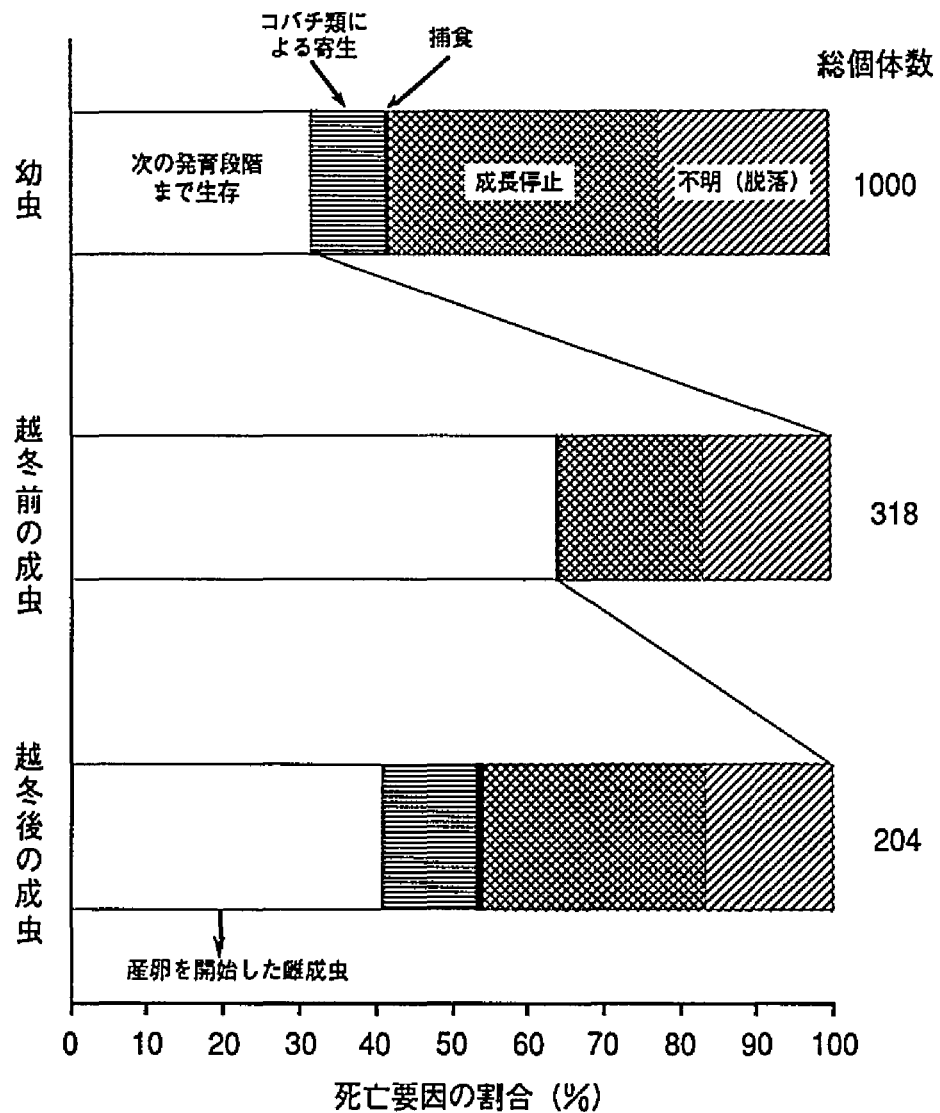


図4-4(a) ルビーロウムシの網かけ実験の対照区における発育段階別の死亡要因の割合。定着後から越冬前(11月3日)までの期間の死亡を幼虫期の死亡、11月3日から再び成育を始める5月中旬までの死亡を越冬期の死亡、その後産卵を開始するまでの死亡を卵巣成熟期の死亡とした。

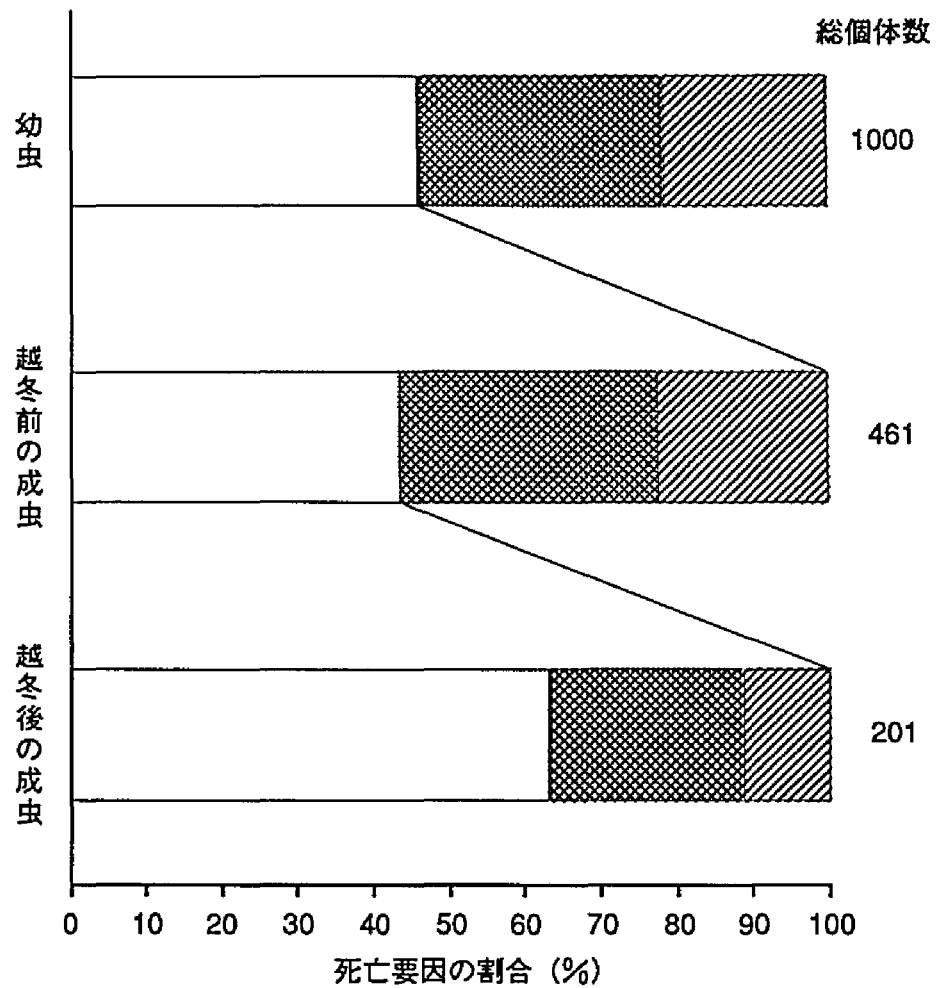


図 4 - 4 (b) ルビーロウムシの網かけ実験の網かけ区における发育段階別の死亡要因の割合。凡例などは(a)と同じ。

った。

ルビーロウムシでは、幼虫期と越冬期それぞれの成長停止と不明による死亡率の合計は、対照区と網かけ区でほぼ等しかった（図4-4）。対照区では、これらの要因による死亡に加えて、アカヤドリコバチ類による寄生による死亡が加わっていた。捕食による死亡はいずれの発育期間においてもほとんど見られなかった。越冬期の死亡では、網かけ区の発育停止による死亡率が対照区に比べてかなり高かった。

ツノロウムシでは、すべての発育期間において、成長停止と不明による死亡率の合計は、対照区よりも網かけ区の方が高かった（図4-5）。しかし、吸汁量が多くなる幼虫期と卵巣成熟期においては、ツノロウムシでは甘露の排出量が多く、しばしば大量の甘露に封じ込められる個体が観察された。明らかに甘露が成長停止を引き起こしたと考えられる割合は、幼虫期と越冬期で成長停止のそれぞれ42.32%と72.73%を占め、この部分を分けて考えると、いずれの発育期間においても、成長停止または不明による死亡率の合計は、対照区と網かけ区の間でほぼ等しかった。幼虫期と越冬期の網かけ区ではこれらの死亡にコバチ類による寄生の死亡が加わっていた。

#### （4）サンプリング調査の結果に基づくカイガラムシ各種に対する捕食、寄生率の年次変動

ルビーアカヤドリコバチ第1世代によるルビーロウムシの寄生率は、5.73%～8.38%の範囲にあり、比較的年次変動は小さかった（図4-6(a)）。ルビーアカヤドリコバチ第2世代（越冬世代）による寄生率は、22.38%（調査寄主個体420頭）であった。

ツノロウアカヤドリコバチ第1世代によるツノロウムシの寄生率は、8.75%（1987年）、19.96%（89年）、35.54%（91年）となり、年次変動は大きかった（図4-6(b)）。ツノロウアカヤドリコバチ第2世代（越冬世代）による寄生率は、4.12%（調査寄主個体194頭）となった。

ヤノネカイガラムシ雌成虫に対する捕食率は、1988年と89年にそれぞれ28.56%と27.19%となったが、その他の3年次においてはきわめて低く、89年以降は急激に低下した（図4-7）。逆に、88年から89年にかけて2種のコバチによる寄生率は0.73%から33.80%まで急激に増加した。その後も増加を続け、92年には92.02%に達した。2

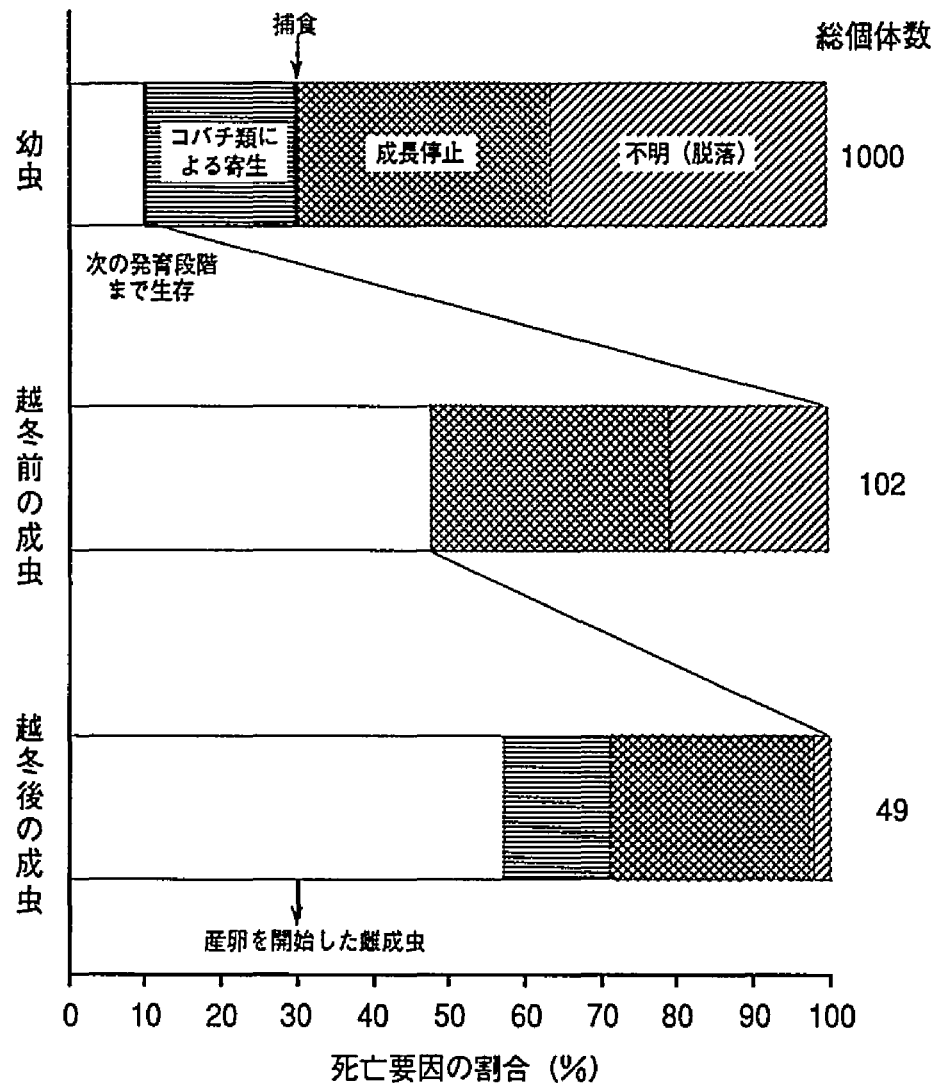


図4-5(a) ツノロウムシの網かけ実験の対照区における発育段階別の死亡要因の割合。定着後から越冬前（11月3日）までの期間の死亡を幼虫期の死亡、11月3日から再び成育を始める5月中旬までの死亡を越冬期の死亡、その後産卵を開始するまでの死亡を卵巣成熟期の死亡とした。

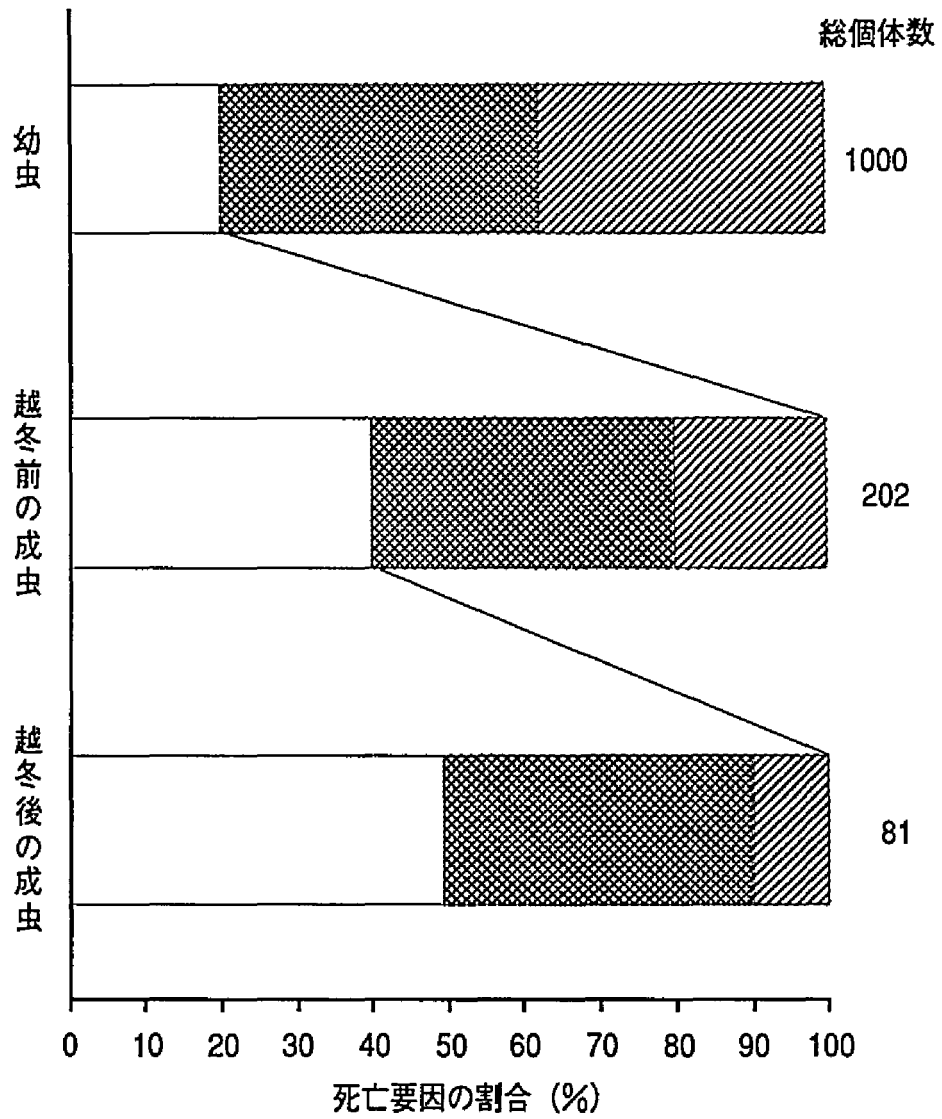
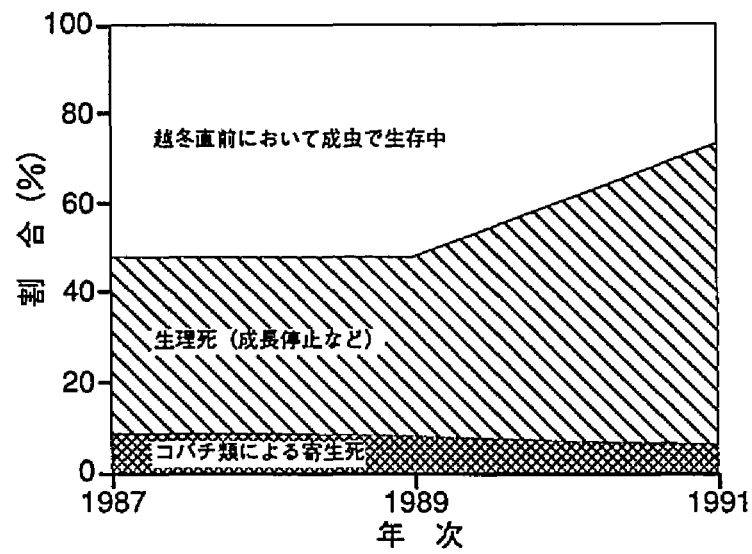


図4-5(b) ツノロウムシの網かけ実験の網かけ区における発育段階別の死亡要因の割合。凡例などは(a)と同じ。



(a) ルビーロウムシ



(b) ツノロウムシ

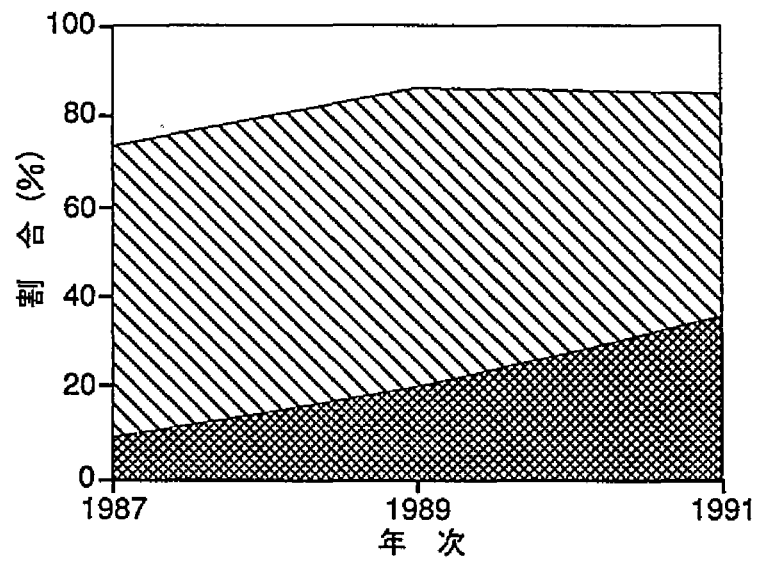


図4-6 ルビーロウムシ (a) とツノロウムシ (b) の定着から産卵までの死亡要因の割合の年次変動。原因不明の成長停止による死亡と脱落によって死亡原因を特定できなかったものをまとめて「生理死」とした。

種のうちヤノネツヤコバチによる寄生が大半を占めた。

カメロウアカヤドリコバチ第1世代によるカメノコロウムシの寄生率は、1987年から89年の3年間、34.11%から58.33%の間を推移した(図4-8(a)左)。89年には生理死による死亡の割合がその前2年間に比べて約4分の1から6分の1に減少して、2

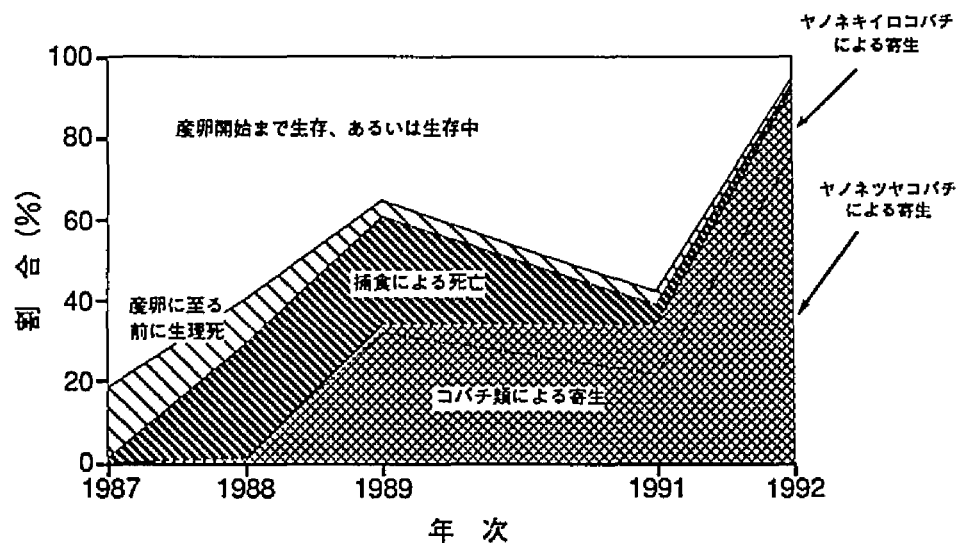
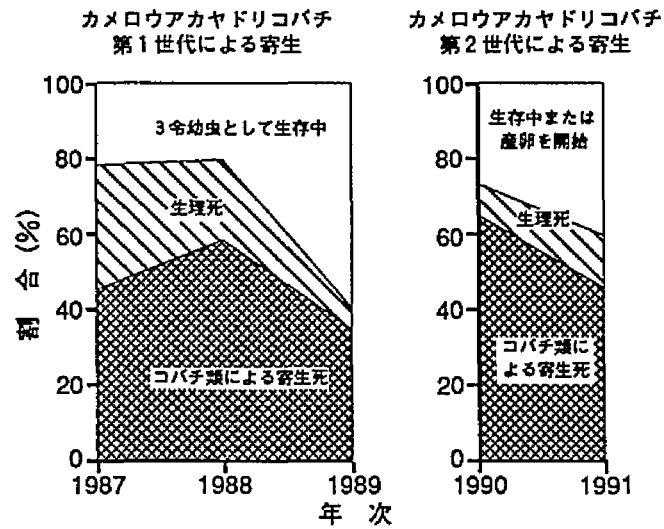


図4-7 ヤノネカイガラムシの死亡要因の年次変動。カイガラと虫体が付着したまま死亡した場合と脱落した場合を含めて「生理死」とした。

令後期から3令幼虫までの生存率が高くなった。カメロウアカヤドリコバチ第2世代(越冬世代)による寄生率は、90年は64.42%、91年は45.61%となった(図4-8(a)右)。

ヒラタカタカイガラムシの3mm以上の発育段階におけるコバチ類による寄生率は、1987年から92年まで(データの無い90年を除く)、73.33%から92.31%までの範囲にあり、高い水準で安定していた(図4-8(b))。3mm以上の発育段階では、捕食や寄生以外の生理的な原因による死亡個体は、きわめて少なかった。

(a) カメノコロウムシ



(b) ヒラタカタカイガラムシ

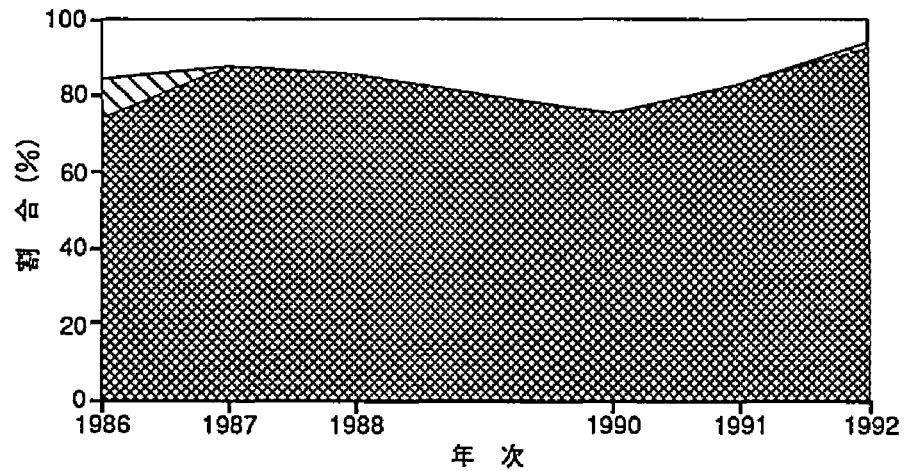


図4-8 カメノコロウムシ (a) とヒラタカタカイガラムシ (b) の死亡要因の年次変動。カイガラと虫体が付着したまま死亡した個体は「生理死」と表した。

(5) 固着性カイガラムシ3種に対する捕食、寄生の密度依存性

幼虫期のルビーロウムシを寄主として利用するルビーアカヤドリコバチ第1世代の寄生率は、寄主密度に対して逆依存的に変化した(図4-9)。1989年と91年においては、相関係数は低いものの(それぞれ $r^2 = 0.05751$ と $r^2 = 0.06310$ )、寄主密度 - 寄生率回帰直線の傾きはともに負になり、傾き0とは有意に異なっていた(それぞれの傾きが0であるとする帰無仮説を支持する確率( $p$ )は、それぞれ $p = 0.0192$ と $p = 0.0237$ )。他の2年に比べてデータの数が少ない1987年においては、相関係数がきわめて小さく( $r^2 = 0.0005888$ )、回帰直線の傾きはわずかに負の値をしめしたが、傾き0との有意差は検出できなかった( $p = 0.9691$ )。

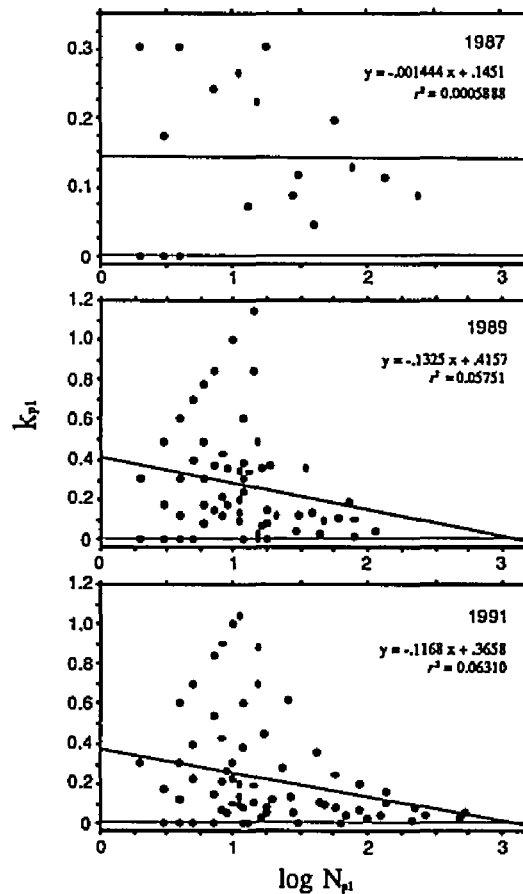


図4-9 ルビーロウムシの幼虫密度( $N_{p1}$ )とルビーアカヤドリコバチ第1世代による寄生率( $k_{p1}$ )の関係。各図の右上には年次、直線回帰式とその相関計数をしめしてある。

幼虫期のツノロウムシを寄主として利用するツノロウアカヤドリコバチ第1世代の寄生率も、寄主密度に対して逆依存的に変化した（図4 - 10）。1989年においては、寄主密度 - 寄生率回帰直線の傾きは負の値をしめし、0と有意に異なっていた（ $p=0.0001$ ）。1987年においても、回帰直線の傾きは負の値をしめしたが、傾き0との有意差はわずかに検出できなかった（ $p=0.0893$ ）。1991年には、回帰直線の傾きが正の値をしめしたが、傾き0との有意差はなかった（ $p=0.572$ ）。

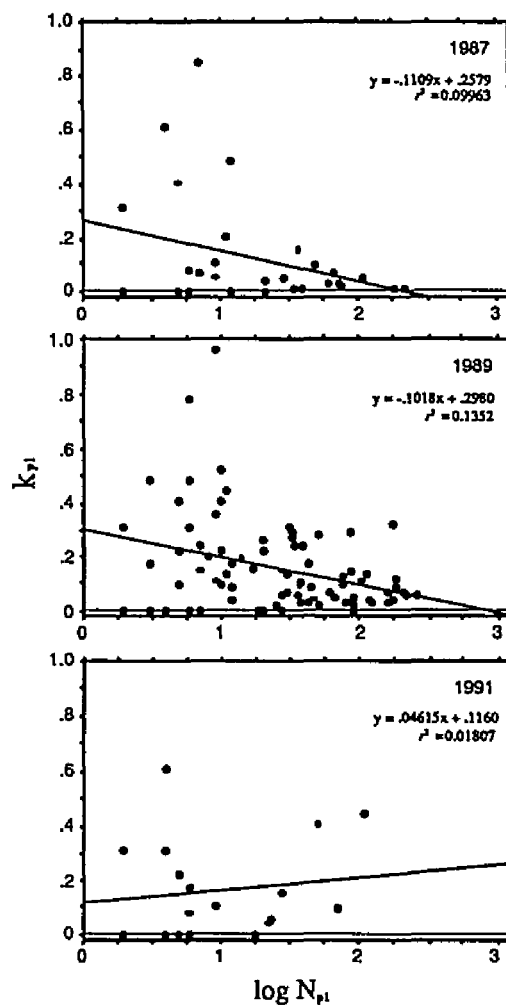


図4 - 10 ツノロウムシの幼虫密度 ( $N_H$ ) とツノロウアカヤドリコバチ第1世代による寄生率 ( $k_H$ ) の関係。各図の右上には年次、直線回帰式とその相関係数をしめしてある。

ヤノネカイガラムシ雌成虫（餌）密度とテントウムシ類の捕食率との間には、明瞭な関係は認められなかった（図4 - 11(a)、餌密度 - 捕食率回帰直線の傾きは傾き 0 との間に有意差が認められなかった、 $p = 0.2832$ ）。また、ヤノネカイガラムシ雌成虫（寄主）密度とコバチ 2 種をあわせた寄生率との間にも、1989年と91年では寄主密度 - 寄生率回帰直線の傾きが正負が逆の値をしめしており（それぞれの傾きについて  $p = 0.2986$  と  $p = 0.3368$ ）、明瞭な関係は見いだせなかった（図4 - 11(b)）。

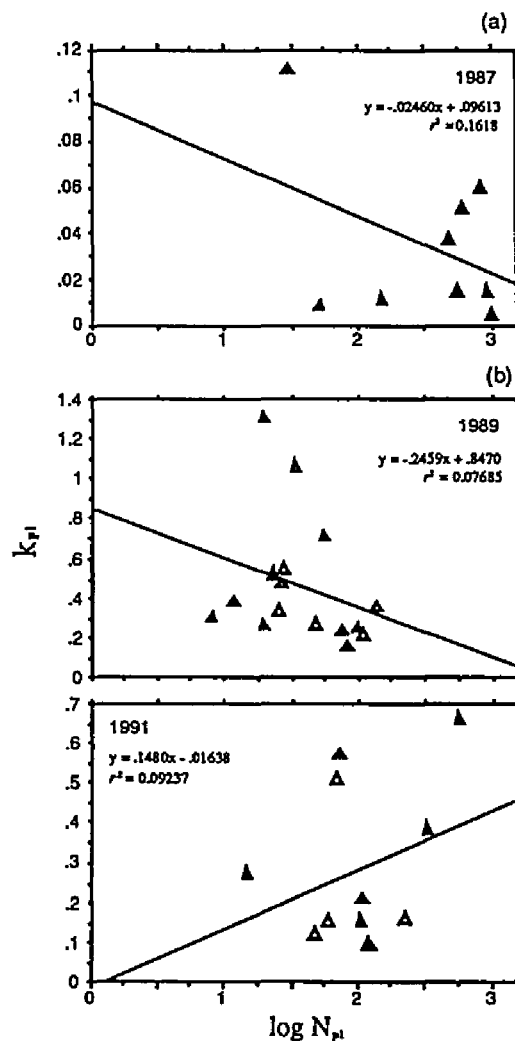


図4 - 11 ヤノネカイガラムシの雌成虫密度 ( $N_{p1}$ ) とテントウムシ類による捕食率 ( $k_{p1}$ ) の関係 (a、上段の図) と、ヤノネカイガラムシの雌成虫密度 ( $N_{p1}$ ) と2種のコバチによる合計寄生率 ( $k_{p1}$ ) の関係 (b、下2つの図)。各図中には年次、直線回帰式とその相関計数をしめしてある。

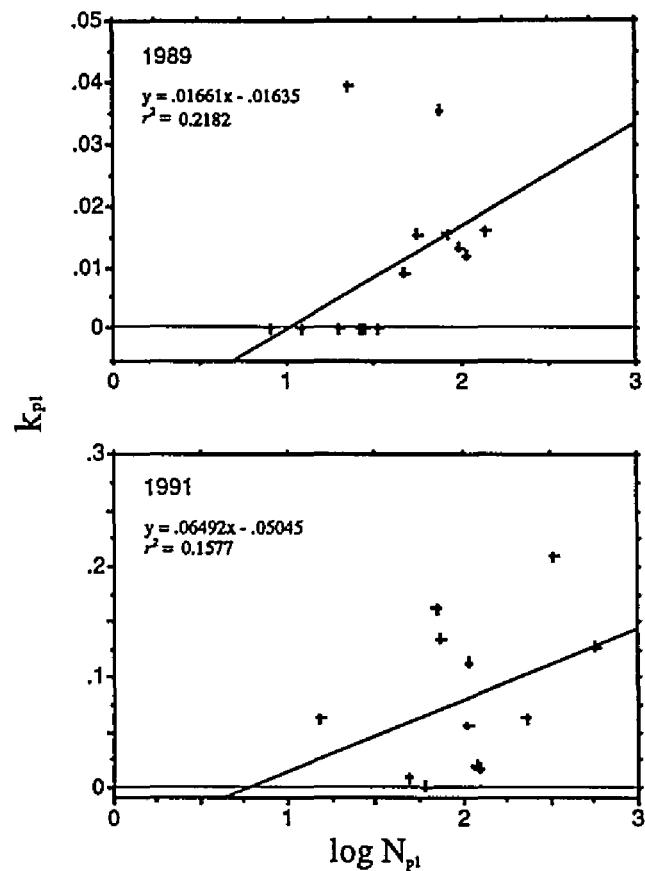


図4 - 12 ヤノネカイガラムシ雌成虫密度 ( $N_{pi}$ ) とヤノネキイロコバチによる寄生率 ( $k_{pi}$ ) の関係。各図中には年次、直線回帰式とその相関計数をしめしてある。

ヤノネキイロコバチ単独の寄生率を分離して寄主密度 - 寄生率回帰直線の傾きを求めると、この傾きを 0 とする帰無仮説は棄却されなかったが、89年には有意差が窺われ (89年は  $p = 0.0681$ 、91年は  $p = 0.2012$ )、いずれの年においても正の値をしめした (図4 - 12)。それに対して、ヤノネツヤコバチ単独の寄生率と寄主密度との関係は、89年と91年では寄主密度 - 寄生率回帰直線の傾きが正負の異なる値をしめし、またいずれの直線も明瞭な関係をしめしていなかった (89年は  $p = 0.2815$ 、91年は  $p = 0.672$ 、図4 - 13)。

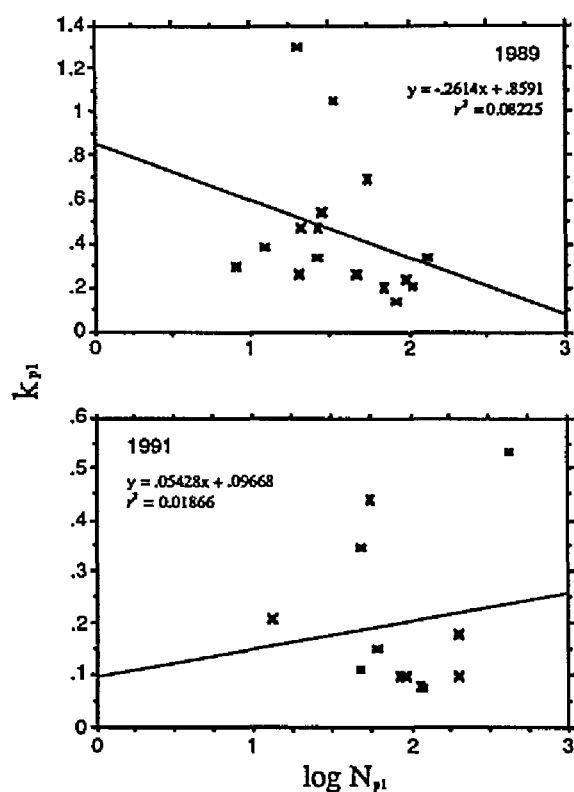


図4 - 13 ヤノネカイガラシ雌成虫密度 ( $N_p$ ) とヤノネツヤコバチによる寄生率 ( $k_p$ ) の関係。各図中には年次、直線回帰式とその相関計数をしめしてある。

#### 4. 考察

野外での網かけ飼育の結果や捕食率・寄生率の調査、野外観察の結果などから、天敵の作用は、移動性カイガラシ4種でかなり高く、それに比べて、固着性カイガラシ3種ではかなり低いことがわかった。

固着性種のうち、ルビーロウムシとツノロウムシにはほとんど捕食性天敵がおらず、天敵としては、それぞれに特異的な寄生者（ルビーアカヤドリコバチとツノロウアカヤドリコバチ）が見られるのみであった。これらのカイガラシは、堅固なロウ物質からなるカイガラを形成するため、ほとんどの捕食性天敵が攻撃できないものと思わ



れる。これら2種に対して、様々なカイガラムシを餌とし、調査地でもっとも密度の高いカイガラムシ食の捕食者であったヒメアカホシテントウも、餌種選好性実験より、カイガラが十分に発達する前の2令幼虫期のごく早い時期以外はほとんど餌として利用しないことがわかった。それぞれのカイガラムシに寄主特異性をしめす2種のアカヤドリコバチの寄生率は、密度依存的には増加せず、むしろ密度逆依存的な変化をしめしており、寄主であるカイガラムシの個体群を制御する要因としては大きな役割を果たしていないことがわかった。密度逆依存的な寄生は、寄主 - 寄生者関係を不安定にし、しばしば寄主の大発生を引き起こすことが主張されている (Murdoch et al., 1984, 1985)。

1、2章で述べたようにヤノネカイガラムシは、侵入害虫であるため、この種を専食する2種の寄生蜂を導入する前は、これを捕食して個体群密度を制御するような有効な天敵はいなかった。ヒメアカホシテントウは、他のカイガラムシに比べてヤノネカイガラムシをより好んで捕食するが、捕食率は寄主密度に対して密度依存性をしめさず、寄主の個体群増加を制御できないものと考えられる。事実、マシン油散布を停止して導入天敵の効果があらわれるまでの期間、ヒメアカホシテントウの観察頻度は上昇して（観察記録による）いるものの、ヤノネカイガラムシの密度は指数的に増加し（第2章参照）、かなりの割合の株を枯死寸前に追い込むという大発生（outbreak）の状態まで達した。ヒメアカホシテントウの増殖能力はヤノネカイガラムシに比べて低く（野原, 1963）、また、寄主探索行動が不活発な時期があるため（田中, 1966; 加藤, 1968）、ヤノネカイガラムシの局所個体群の密度に敏感に対応した効率良い捕食作用を与えることができないものと思われる。

ヤノネキイロコバチとヤノネツヤコバチの導入後、2種合計の寄生率が急激に上昇し、それに伴いヤノネカイガラムシの密度は急激に低下した。2種の寄生によるヤノネカイガラムシの個体群密度の急激な低下は、他の多くの研究者によっても報告されている（たとえば、西野・高木, 1981; Furuhashi & Nishino, 1983; 高木・氏家, 1986）。ヤノネキイロコバチは顕著な密度依存性をしめしており、ヤノネカイガラムシ個体群の大発生を防ぐ天敵として重要であることがしめされた。ヤノネカイガラムシの密度

が導入前の値を下まわった後も、ヤノネツヤコバチの寄生率は上昇しつづけており、ヤノネツヤコバチは寄主密度が低密度の状態でも個体群を安定して維持していけるというFuruhashi & Nishino (1983), 古橋・西野 (1984), Takagi & Ogata (1990), Takagi (1991)らの推定を裏付けている。

移動性の3種のカイガラムシ、特に、ヒラタカタカイガラムシとイセリアカイガラムシは、天敵の作用によって個体群成長が強く抑制されていることがしめされた。これらのカイガラムシでは、網かけによって天敵の影響を排除すると1世代間の増殖率が約200%から約1400%になったが、逆に、自然条件下では、1世代間の増殖率は100%にも達しなかった。

ヒラタカタカイガラムシに対する複数種のコバチ類による寄生率は、調査地全体からのサンプリング調査の結果においても、きわめて高かった。局所的に多数の個体からなる集団を形成している場合を除くと、図4・8(b)に示した寄生率はさらに上昇すると推定される。これらのコバチ類の寄主探索・利用効率はきわめてすぐれており、ヒラタカタカイガラムシの個体群成長を著しく低い水準に抑えているものと考えられる。ヒラタカタカイガラムシは、ルビーロウムシやツノロウムシのような堅固な構造をもったカイガラを形成しないので、これらのコバチの産卵時間はルビーアカヤドリコバチなどに比べてかなり短い。また、これらのコバチ類は過寄生 (superparasitism) を頻繁にしめしており、1卵あたりの寄主探索時間が比較的少なくなっているとともに、餌密度の低下にともなう寄主発見効率の減少をまねがれていると思われる。こうしたことが、ヒラタカタカイガラムシを寄主とするコバチ類の寄主利用効率が高くなっている一因であると推測できる。カイガラを形成しないヒラタカタカイガラムシは、ヒメアカホシテントウの餌選好性実験や野外観察にしめされるように、テントウムシなどの捕食性天敵などによっても餌としてよく選好されていると考えられる (網かけ実験の対照区の結果には捕食による死亡割合がきわめて小さいが、これはカイガラなどの残骸による捕食の推定ができなかったためと考えられる)。

ベダリアテントウのイセリアカイガラムシに対するすぐれた防除効果はすでによく知られている (Doutt, 1964; Caltagirone & Doutt, 1989; DeBach & Rosen, 1991)。ベダリ

アテントウの捕食作用を直接測定することはできなかったが、ベグリアテントウ以外に有力な捕食者が見当たらないことや観察結果などから推定すると、調査地においてもベグリアテントウがイセリアカイガラムシの個体群制御（抑制）に大きな役割を果たしているものと思われる。

ミカンヒメコナカイガラムシは、カイガラを形成しない上に体表面が柔らかいため、多くの広食性の捕食者の攻撃を避けることができないと考えられる。選好実験や野外観察で直接確かめることのできた捕食者以外にも、ミカンヒメコナカイガラムシを捕食する可能性のある捕食者がいくつか見られた（表4-1）。

カメノコロウムシについては、ヒメアカホシテントウによる選好性実験や網かけによる天敵排除飼育をおこなっていないうえ、野外での捕食行動の観察も少なかったため、他種のように捕食の効果を知らることができなかった。しかし、カメロウアカヤドリコバチの年2世代による寄生率は、ルビーロウムシやツノロウムシにおけるアカヤドリコバチ類の寄生よりもかなり高かった。また、ヒメアカホシテントウによってカメノコロウムシの個体群増殖が抑制されているとの報告（加藤, 1968）があり、カオマダラクサカゲロウによる比較的旺盛な捕食行動も観察されている（宮ノ下・河合, 1992）。こうしたことを考慮にいと、他の移動性種同様、カメノコロウムシも強い捕食圧を受けて、個体群成長が抑制されていると考えられる。

以上のように、カメノコロウムシを除く移動性種は、固着性カイガラムシに見られる堅固なカイガラを形成しないため、多くの捕食者群に攻撃され、また、種特異的な天敵にも効率良く利用されるため、移動性種にかかる捕食圧は固着性種に比べて高くなる傾向があると思われる。

調査期間を通じて密度の高かった固着性3種のカイガラムシにおいては、捕食圧は比較的低く、密度依存性の検討などからも捕食の個体群制御要因としての重要性は低いことが推定されたが、逆に、密度の低かった移動性4種のカイガラムシにおいては、捕食圧はきわめて高く、捕食が個体群を強く制御していることが推定された。また、有力な天敵の導入によって、最優占種であったヤノネカイガラムシの密度は極端に低下し、群集構造は大きく変化をとげた。すなわち、ウンシュウミカンに寄生植物とす

るカイガラムシ群集では、群集内の優占度を決定する要因として、種間競争よりも捕食・寄生が重要であることが明確に示された。こうした意味において、多くの研究者が主張するように、植食性昆虫の群集構造の決定において捕食者の役割が重要であることが再確認されたわけである。

しかし、捕食のはたらきだけでは説明のできない群集構造の特性がいくつか存在する。移動性カイガラムシ各種に対しては、捕食・寄生が効率的に強く作用していた。しかも、それらの個体群密度は、若干の変動はあるものの（第2章図2-3）、突発的に大発生することなく、長期にわたって低い水準に保たれてきた。しかし、探索効率・採餌効率のすぐれた捕食者・寄生者は、しばしば寄主を極端な過疎状態あるいは絶滅に追いやり、それがかえって自らの個体群維持を困難にして、両者の食う・食われる関係が不安定になる可能性がある。

こうした不安定性を減少する要因として、捕食が作用しない逃げ場（refuge space）の存在などの空間の異質性（Huffaker, 1958; Hassell, 1982）や捕食者の餌密度に応じた選好性の変化（Holling, 1965; Murdoch & Oaten, 1975; Hassell et al., 1977, Begon & Mortimer, 1981; Krebs & McCleery, 1984）などが考えられているが、観察結果や餌の選好性実験からは、調査地のカイガラムシ群集については、いずれの要因・機構もあてはまらなると推察された。捕食の作用を緩和して、不安定な食う・食われる関係を安定化するものとして、移動性種のうち3種に特に強く見られる、アリの随伴効果を取り上げ、次章で検討する。

また、ツノロウムシ、ルビーロウムシでは、捕食には個体群を制御する能力がなかった。しかし、2種は、マシン油散布停止直後のヤノネカイガラムシのように個体群が指数的に増加する現象は認められなかった。2種の個体群増加に「歯止め」をかける要因として、寄主植物の質の変化が考えられる。網かけ実験の対照区の結果からは、これらのカイガラムシの死亡要因の大部分は、天敵以外の要因、おそらくは寄主植物の質の変化や十分な吸汁の失敗などによって占められていることが示唆された。第6章において、2種の定着場所選択とその後の生存過程を解析し、寄主植物と2種の相互関係や資源をめぐる種内競争の実態を検討する。

さらに、ツノロウムシとルビーロウムシの優占度の入れ替わり（第2章参照）は、本章で見たような捕食作用様式だけでは明確に説明することができない。これについては、第7章で種間競争の関与を考えて検討する。

## 5 章 アリとの共生的関係

### 1. 緒言

半翅目に属する吸汁性の植食性昆虫には、アブラムシ、カイガラムシ、ツノゼミなど、余分に取り込んだ水分や糖分を糖度の高い甘露 (honeydew) として排出している種類が多い。甘露を生産する半翅目昆虫と、その甘露を採餌するアリとの間の共生的関係は古くから知られ、多くの研究がなされてきた (Way, 1963; Boucher et al, 1982; Buckley, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990)。甘露生産者である半翅目昆虫はアリに糖分を提供し、代わりにアリは半翅目昆虫の生息場所を清掃したり、天敵の攻撃を防御したり、時には好適な生息場所へ半翅目昆虫を運搬したりすることによって相互に利益を得ていることが知られている (Rhyne, 1954; Fritz, 1982, 1983; Wood, 1982; Takeda et al, 1982; Bristow, 1984; Maschwitz & Hänel, 1985; Takada & Hashimoto, 1985など)。また、これまでの研究により、アリと植食性昆虫の間の共生関係では、強度や具体的な関係のあり方が非常に多様であり (Way, 1963; Boucher et al, 1982; Buckley, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990)、環境要因や生態的要因の変化に反応して関係性が大きく変化する (時に共生的関係が解消される、Addicott, 1979) ことが明らかになっている。このようなアリ - 植食性昆虫の共生関係は、植食性昆虫の個体群動態や群集構造に大きな影響を与えることが類推される (Strong et al, 1984)。

これまでのアリ - 植食者間の共生関係に関する研究では、共生関係の進化を解明するという観点から、アリの随伴が、甘露を生産する植食性昆虫の生存率などの適応度要素にどのような効果を与えているかという点に主に関心がはらわれてきた。しかし、アリの随伴効果が、植食性昆虫の個体群動態や群集構造にどのような効果を与えているかという観点から、アリと植食性昆虫の共生関係をとらえた研究はほとんどない。

前章において、移動性カイガラムシ4種の個体群は強い捕食圧を受けて密度の増加を強く抑制されているにもかかわらず、絶滅や突発的な大発生をおこすことなく、長期間にわたって安定して存続していることをみた。本章においては、カイガラムシに

随伴するアリがカイガラムシに対する捕食の作用を緩和することによって、カイガラムシ個体群の維持とその動態の安定に大きな役割を果たしていることを明らかにする。

そのために、まず、調査地のカイガラムシのうちいくつかの種において、それらの甘露を採餌するアリの行動を野外観察・実験により調べ、アリとカイガラムシの間の共生関係のあり方・強度を調べた。そして、野外においてアリを除去することにより、移動性や群集内の優占度、それにアリとの共生関係のあり方が異なる3種のカイガラムシ、ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、ルビーロウムシにおける、各カイガラムシの天敵に対する随伴アリの防御効果を測定した。

## 2. 方法

### カイガラムシのコロニーに随伴するアリの行動観察

調査地で発見することのできたカイガラムシ各種に随伴するアリの種類を随時記録し、また随伴するアリの行動も不定期に記録した。また、1989年と1990年には、5月から11月にかけて1ヶ月に1度の頻度で、あらかじめ調査地内に設定した約20株において、カイガラムシの集団を探索し、集団のサイズや生息場所の状況とそこに随伴するアリの活動状況などについて記録した。

### 随伴アリの侵入者に対する攻撃の強度の測定

ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、イセリアカイガラムシ、ルビーロウムシの集団に直接随伴したり、集団の近辺で甘露を採餌したりするアリ（以下、このようなアリを随伴アリと呼ぶ）が、集団に接近・侵入してくる異物やカイガラムシの捕食者に対してどのように反応するかをあきらかにするため、野外において、カイガラムシの集団あるいは随伴アリに人工的につくった天敵のモデルを接近させて、どのようにアリが反応するかを観察した。

随伴アリのいるカイガラムシの集団に与えた2種類の天敵のモデルは以下のとお

り。

1) コバチモデル。油性インクで黒色に塗った8号のテグス糸を長さ約2 mmに切り、これを20cmほどの3号のテグス糸の先に接着して、カイガラムシの集団に近づけた。

2) ヒメアカホシテントウモデル。直前にエチルエーテルで殺したヒメアカホシテントウを、1) 同様に3号のテグス糸の先に接着して、カイガラムシの集団に近づけた。

これらのモデルをカイガラムシの集団に近づけただけでは随伴アリが反応しない場合には、まず、集団内のカイガラムシの任意の個体にモデルを接触させ、それでもアリが反応しない場合には、アリに直接モデルを接触させた。ふつう1つのウンシュウミカンの株上の複数のカイガラムシ集団には、同じ巣に由来するアリ個体が随伴していた。そこで、2種の刺激を、同一株上の複数の集団に別々に与えた。刺激によって、随伴アリやカイガラムシの摂食行動が外見的に明らかに変化したと認められた場合には、つぎの刺激を与えるまで最低5分以上の間隔をとった(ほとんどの場合、その間実験者はその株から離れた)。一つの株上では、特定のアリとカイガラムシの種類の組み合わせについて、2時間以内に2種類の刺激をそれぞれ10回反復して与えた。また、ひとつのアリとカイガラムシの種類の組み合わせあたり、以上の2種の刺激各反復10回からなる実験を、異なる5つの株(ミカンヒメコナカイガラムシとトビイロケアリの組み合わせでは10株)においておこなった。

以上のモデルの接近に対するアリの反応を「激しい攻撃」、「攻撃」、「攻撃せず」の3種類に分類した。モデルに対して、複数個体の随伴アリが大顎で咬みついたり、モデルを遠ざけても執拗に攻撃を続けたり、蟻酸を吹きつけて攻撃した場合は「激しい攻撃」に分類した。モデルに対して大顎で咬みつくが、執拗にモデルを追跡したり蟻酸を吹きかけることなく、かつ単独で攻撃する場合は「攻撃」に分類した。随伴アリはモデルに対して一度も攻撃することなく、モデルが接近するとカイガラムシの集団を離れて逃亡する場合は「攻撃せず」とした。

以上の実験とは別に、生きているヒメアカホシテントウの成虫を集団の近くに付着



させて、随伴アリとヒメアカホシテントウの行動を観察した。

以上の一連の実験は、1991年6月25日から7月23日にかけて、調査地において晴天の日の10:00から15:00の間に行なった。対象とするカイガラムシが一つの株上に20頭以上の個体からなる集団を5箇所以上で形成しており、かつその株上の大部分の集団に多くのアリ個体が随伴するか集団の周辺で甘露を採餌しているという条件を満たす株のみで、実験をおこなった。実験につかった株は調査地において6月25日に適宜選定した。

#### 随伴アリを除去しての野外飼育

ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、ルビーロウムシをそれぞれ、人為的に随伴アリを排除した条件（アリ排除区）と自然条件下（対照区）の両方で一定期間野外飼育をおこない、それらの生存率あるいは増殖率を処理間で比較した。また、ヒラタカタカイガラムシとルビーロウムシではコバチ類による寄生率も2つの処理間で比較した。

第4章と同様、植物内部の生理条件などについての株間の差をなくすために、1つの株上にアリ排除区と対照区を設けた。ウンシュウミカンの1株を、地上近くで分枝したある一本の幹の上部全体をアリ排除区、別の1本の幹の上部全体を対照区とした。対照区とアリ排除区の枝や葉が接しないように適当に枝・葉を切り落とし、アリ排除区とした部分の幹の根元にはタングルフットを塗布してアリの侵入を防いだ。飼育期間中は1週間に1度以上、アリ排除区に実際にアリが侵入していないかどうかを点検し、タングルフットの効果が弱まっている場合には適宜補ってアリ排除区からはアリのほぼ完全に排除した。対象とするカイガラムシが比較的多数発生している株をランダムにいくつか選んで、それぞれの株に上にしめした2つの処理を施して、処理の反復とした。カイガラムシを含めた食植性昆虫の発生が著しい株は実験に用いなかった。

ルビーロウムシの野外飼育は、1989年7月21日から翌1990年7月7日までおこなった。89年7月21日に、調査地に隣接する果樹園にある5～7年生のウンシュウミカン5株のそれぞれに2つの処理区を設定した。飼育に先立つ6月25日に、すべてのカイ

ガラムシを各処理区から手作業により1頭ずつ除去した後、ルビーロウムシの成熟成虫を処理区あたり2頭導入して、7月21日まで新世代の幼虫を寄主植物に定着させた。7月21日に、移植した成虫をすべて除去して以後の新たに定着する個体をなくすとともに、調査対象とする定着幼虫の集団を1つの処理区につき2ヶ所（約15cmの0歳枝2本）から適当に選んで標識をつけた。その後10月26日まで、約2週間の割合で各処理区の調査対象とした集団内部の各個体について寄生の有無を点検、記録し、被寄生個体はその都度除去した。同様の調査を1990年の5月18日から7月7日まで続けた。

ヒラタカタカイガラムシの野外飼育は1990年6月12日から8月3日まで（反復10組）と、1991年6月7日から8月7日まで（反復5組）の2回おこなった。それぞれ飼育開始時に、調査地からランダムに採集した卵囊が発達したヒラタカタカイガラムシの雌成虫を各処理区あたり5頭、もともと定着していた葉ごと1箇所にとめて移植した。移植後すぐに移植部位の周囲約1m四方に約3週間から1ヶ月間ほど網をかけて天敵の侵入を防ぎ、処理区内にヒラタカタカイガラムシの新世代の幼虫を定着、成長させた。飼育開始時に、飼育に用いた株からは、移植個体以外のすべてのヒラタカタカイガラムシ個体を除去した。90年は7月4日、91年は6月25日にそれぞれ網をとり、この時にすべての処理区において体長3mm以上のヒラタカタカイガラムシ80個体をランダムに選び、それ以外の個体を除去した。

1991年の飼育では、網を除去した時点から約1週間の間隔で各処理区の個体数を調査して、導入個体より産出された定着個体数を推定した。また、この調査の際に、寄生の有無を点検し、被寄生個体は発見次第記録して除去した。

いずれの年においても、網をとった時点で処理区とは別に、体長3mm以上の個体を約20頭を網の中で飼育して1世代に要する期間を調べた。網の中でこれらの個体より増殖した新世代幼虫のすべての生存個体が体長3mmに達した時点を1世代が経過した期間とみなして、それからの約1週間経過した時点（90年は8月3日、91年は8月7日）で飼育をうちきり、すべての個体について寄生の有無と生死を確認した。いずれの年においても、飼育終了時には、生存個体の95%以上が体長3mmに達していた。

各処理区において飼育終了時に生存していた体長 3 mm以上の個体の数と網を外した時点の初期個体数（80頭）との比を 1 世代間の増殖率とした。1990年の調査では、各処理区80頭の導入個体によって産まれた子世代の定着個体をすべて数えることができず、飼育終了の 2 週間前と 1 週間前の調査時にしか被寄生個体を確認しなかったため、体長 3 mm以上の生存個体と被寄生個体だけを対象にしてコバチ類による寄生率を求めた。これに対して1991年の調査では、飼育期間中ほぼ 1 週間間隔の調査により、産卵前の導入個体に始まる、ほぼ 1 世代全体の寄生の大部分を捕捉することができたので、1 世代の期間全体にかかるコバチ類による寄生の比率を求めた。

ミカンヒメコナカイガラムシの野外飼育は1990年 6 月15日から 7 月28日まで（反復 10組）と、1991年 6 月25日から 8 月15日まで（反復 5組）の 2 回おこなった。野外で葉の上に構成されたミカンヒメコナカイガラムシの集団を適宜採集し、卵囊を形成していない 3 mm以上 4 mm未満の個体を70頭ランダムに選び、集団の形成されていた葉ごと各処理区に移して飼育を開始した。飼育開始時に、処理区を設けた株から、移植個体以外のすべてのミカンヒメコナカイガラムシ個体を除去した。ヒラタカタカイガラムシの飼育同様、別に網の中で処理区のもと並行して飼育した約20頭の個体により 1 世代に要する時間を推定して、それよりさらに約 1 週間が経過した時点（90年は 7 月28日、91年は 8 月15日）で飼育を終了した。ヒラタカタカイガラムシと異なり、飼育終了時において、発育段階（体長）にばらつきがあり約30%の個体が 3 mmに達していなかったため、生存個体のほぼ90%以上が含まれることになる 2 mm以上の生存個体をこみにして記録した。この個体数と初期個体数（70頭）の比を 1 世代間の増殖率とした。

3 種いずれのカイガラムシの野外飼育においても、アリ排除区では、タングルフットの施用によりアリと歩行性の天敵はアリ排除区に侵入できなかった。

ヒラタカタカイガラムシとミカンヒメコナカイガラムシの増殖率の処理間の違いについては、2 年間のデータをこみにして同じ反復内の 2 つの処理の値を対比較し、Wilcoxonの符号順位検定法をもちいて有意差検定をおこなった。また、ヒラタカタカイガラムシとルビーロウムシのコバチによる寄生率とルビーロウムシの生存率の処理

間の違いについては、全反復のデータをこみにして $\chi^2$ 検定で有意差を検定した。寄生率は除去した被寄生個体の累積数の、初期個体数（ルビーアカヤドリコバチ第2世代の寄生率は、越冬前に成虫に達した個体の総数を初期個体数とした）に対する割合で表した。

### 3. 結果

#### (1) カイガラムシの天敵に対する随伴アリの反応

##### 野外観察の結果

調査地において、不特定の時期に随時おこなった観察記録をまとめて、カイガラムシ各種とアリ各種のそれぞれの相互関係のおおまかな特徴を表5-1に示した。

ヤノネカイガラムシは甘露を生産しないので、この種に対してはいずれのアリも特別な行動をしめさなかった。

表5-1 調査地におけるカイガラムシ各種と樹上で見られる主要な4種のアリとの相互関係の大きな特徴。調査地において不特定の時期に随時おこなった観察記録をまとめて一般的な傾向を示した。トビイロケアリとアミメアリ、クロオオアリとクロヤマアリのそれぞれ2種は、例外的な場合を除いて1株のウンシュウミカンで同時に見られることはなかった。Gはカイガラムシの集団・個体へのアリの継続した随伴・防衛行動、Aはアリの甘露の採餌あるいはカイガラムシの集団・個体周辺での徘徊行動のいずれか、Sはカイガラムシを覆うアリの作ったシェルターが、それぞれのアリとカイガラムシの組み合わせで観察されることを示す。括弧は、カイガラムシの集団のサイズが大きい場合のみ、それが観察されることを示す。

カイガラムシ	ア リ			
	トビイロケアリ	アミメアリ	クロオオアリ	クロヤマアリ
ミカンヒメコナカイガラムシ	AGS	AG	$\dot{A}\dot{G}$	$\dot{A}\dot{G}$
ヒラタカタカイガラムシ	A(G)	A(G)	$(A)(\dot{G})$	$(A)(\dot{G})$
イセリアカイガラムシ	AG	A(G)	$\dot{A}\dot{G}$	$\dot{A}\dot{G}$
ルビーロウムシ	(A)	(A)	(A)	(A)
ツノロウムシ	(A)	(A)	(A)	(A)
カメノコロウムシ	(A)	(A)	(A)	(A)
ヤノネカイガラムシ	(甘露を生産せず)			

・ トビイロケアリまたはアミメアリが同じ株上にいる時は、これらのアリを避けて行動し、トビイロケアリ・アミメアリのいない間を離れて「整いように」甘露を採餌する場合が多い。

ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、イセリアカイガラムシは、ヤノネカイガラムシ以外の残りの3種に比べてサイズの大きい甘露を、排出管の先端に水滴状にして排出し、甘露を体から遠く離して飛ばすことがない。ほとんどの場合、甘露は、アリが触覚などでカイガラムシを刺激したときに排出され、排出された直後にアリによって採取された。これらの甘露はしばしば肉眼でも容易に判別できた。まれにアリが随伴していない場合があったが、甘露はそれを排出した個体の隣接した植物部位に付着したままであった。

一方、ロウムシ属の3種は、普通、アリの存在の有無にかかわらず、比較的サイズの小さい甘露を排出管から遠くへ飛ばした。ほとんどの場合、アリは、これらのカイガラムシ個体から直接甘露を採集するのではなく、カイガラムシの周辺の植物体の表面についた甘露を採集した。カイガラムシの密度が高くなるにつれ、ある個体から飛ばされた甘露が別の個体のカイガラ表面に付着するようになり、こうした甘露をアリが採餌するようになるため、多くの個体数からなるサイズの大きい集団には、アリが頻繁に採餌に訪れ、集団内や周辺を徘徊するアリ個体が増加した。

トビイロケアリがもっともカイガラムシとの相互関係が深く、ウンシュウミカン上で観察できたトビイロケアリの大部分の個体は、アブラムシの甘露を採餌する4月下旬から5月下旬までを除いて、カイガラムシの集団あるいは個体に随伴するか、その周辺で甘露を採餌するか、敏捷に徘徊するかのいずれかの行動をしめした。カイガラムシの集団に接近する異物に対しては敏感に反応し、ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、イセリアカイガラムシに随伴しているときはほとんどの場合、大顎で咬みつく、蟻酸を吹きつけるなど、激しい攻撃行動をしめした。カイガラムシの集団内あるいは集団の周辺で、本種が、クサカゲロウの幼虫、コバチ類、歩行性のクモ、テントウムシの幼虫、成虫に対して攻撃を加えるのを野外でしばしば観察した。ヤノネカイガラムシを除く他の3種のカイガラムシについては、それらの集団のサイズが大きい場合のみ、甘露を採餌したり集団の周辺を頻繁に訪れる行動が見られた。これらの種では、前3種のカイガラムシで見られたような、アリの特定の個体が1ヶ所にとどまり継続してカイガラムシの集団あるいは個体に随伴することはなか

った。しかし、コバチ類や捕食性天敵に遭遇した場合は、これらに対して攻撃を加えた。

調査地では、トビイロケアリはウンシュウミカンの株の根元に巣をつくっていることが多かった。そして、多くの巣で、巣を拡張したかたちで、地面からウンシュウミカンの幹に沿ってトンネル状の「シェルター」がつくられていた。このシェルターは土や枯れ葉などが混ぜ合わせて作られていた。シェルターを壊して中を観察すると多くの場合、内部にミカンヒメコナカイガラムシが定着していることが多かった。また、シェルターを歩いて出入りするミカンヒメコナカイガラムシ個体もしばしば観察された。

他の3種のアリも、トビイロケアリと同様、ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、イセリアカイガラムシでは継続した随伴行動をしめし、ロウムシ属の3種では、それらの集団サイズが大きいときのみ、集団への訪問頻度が明らかに高くなった。また、カイガラムシの集団に接近してくるコバチ類、捕食性天敵には攻撃行動をしめた。しかし、これら3種のアリは、シェルターはまったくつくらなかった。

アミメアリは、トビイロケアリ同様、調査地においてはウンシュウミカンの樹上を主な採餌場所としており、アブラムシやカイガラムシの甘露を頻繁に採餌していた。

クロオオアリとクロヤマアリは、ウンシュウミカンの樹上以外に地面や株の間の草本類でも頻繁に活動していた。これらのアリは、樹上においても、トビイロケアリやアミメアリに比べてカイガラムシの甘露に依存する割合が小さく、カイガラムシやアブラムシの生息していない葉や枝の上を徘徊歩行している個体が頻繁に観察された。これら2種のアリは、樹上でトビイロケアリやアミメアリに遭遇すると、ほとんどの場合、これらのアリを避けた。トビイロケアリまたはアミメアリが随伴しているカイガラムシの集団には、クロオオアリとクロヤマアリは近づくことがなく、しばしば前2種のアリ個体がいないうちに甘露を採餌する行動が観察された。

トビイロケアリが根元に巣をつくった株では、アミメアリが見られず、逆に、アミメアリのコロニーが見られる株では、トビイロケアリが見られなかった。クロオオア

りとクロヤマアリの2種が同じ株で採餌することもほとんどなかった。

#### 天敵モデルに対するアリの反応

アリ3種とカイガラムシ4種との可能な12種の組み合わせのうち8種の組み合わせについて、それぞれのカイガラムシの集団に随伴するアリが2種の捕食者モデルに対してしめす行動を3つの範疇に分類してその割合を図5-1に示した。

ミカンヒメコナカイガラムシに随伴しているトビイロケアリ、アミメアリ、クロヤマアリの3種の捕食モデルに対する反応を比較すると、いずれの種類の捕食モデルに対しても、何らかの攻撃行動がしめされた試行の割合がトビイロケアリにおいてもっとも高かった。トビイロケアリは、ヒメアカホシテントウモデルに対して、全試行の56%において「激しい攻撃」をしめし、これに「攻撃」を合わせた試行の割合は92%に達した。また、コバチモデルに対しては、「激しい攻撃」と「攻撃」をしめした試行はそれぞれ20%と71%を占めた。

アミメアリとクロヤマアリでは、ヒメアカホシテントウに対して、「激しい攻撃」と「攻撃」を合わせた試行数、すなわち攻撃行動をしめした試行の数はそれぞれ56%、76%となり、クロヤマアリの方が攻撃行動をしめす頻度が高かったが、「激しい攻撃」の頻度は、それぞれ14%、6%となり、アミメアリの方が高かった。コバチモデルに対しては、2種のアリのそれぞれの反応の割合はほぼ等しかった。

4種のカイガラムシ、ミカンヒメコナカイガラムシ、ヒラタカタカイガラムシ、イセリアカイガラムシ、ルビーロウムシの間で、トビイロケアリの天敵モデルに対する反応を比較すると、何らかの攻撃行動をしめした頻度の割合は、ミカンヒメコナカイガラムシでもっとも高く（前述）、ルビーロウムシでもっとも低かった。ヒラタカタカイガラムシとイセリアカイガラムシの間では、コバチモデルに対する反応の頻度の構成はほぼ等しかった。ヒメアカホシテントウモデルに対しては、攻撃行動全体の頻度では、イセリアカイガラムシにおける場合の方がヒラタカタカイガラムシにおける場合よりも高かったが（それぞれ80%と66%）、「激しい攻撃」だけで比較すると、イセリアカイガラムシよりもヒラタカタカイガラムシにおいて頻度は高かった（それ

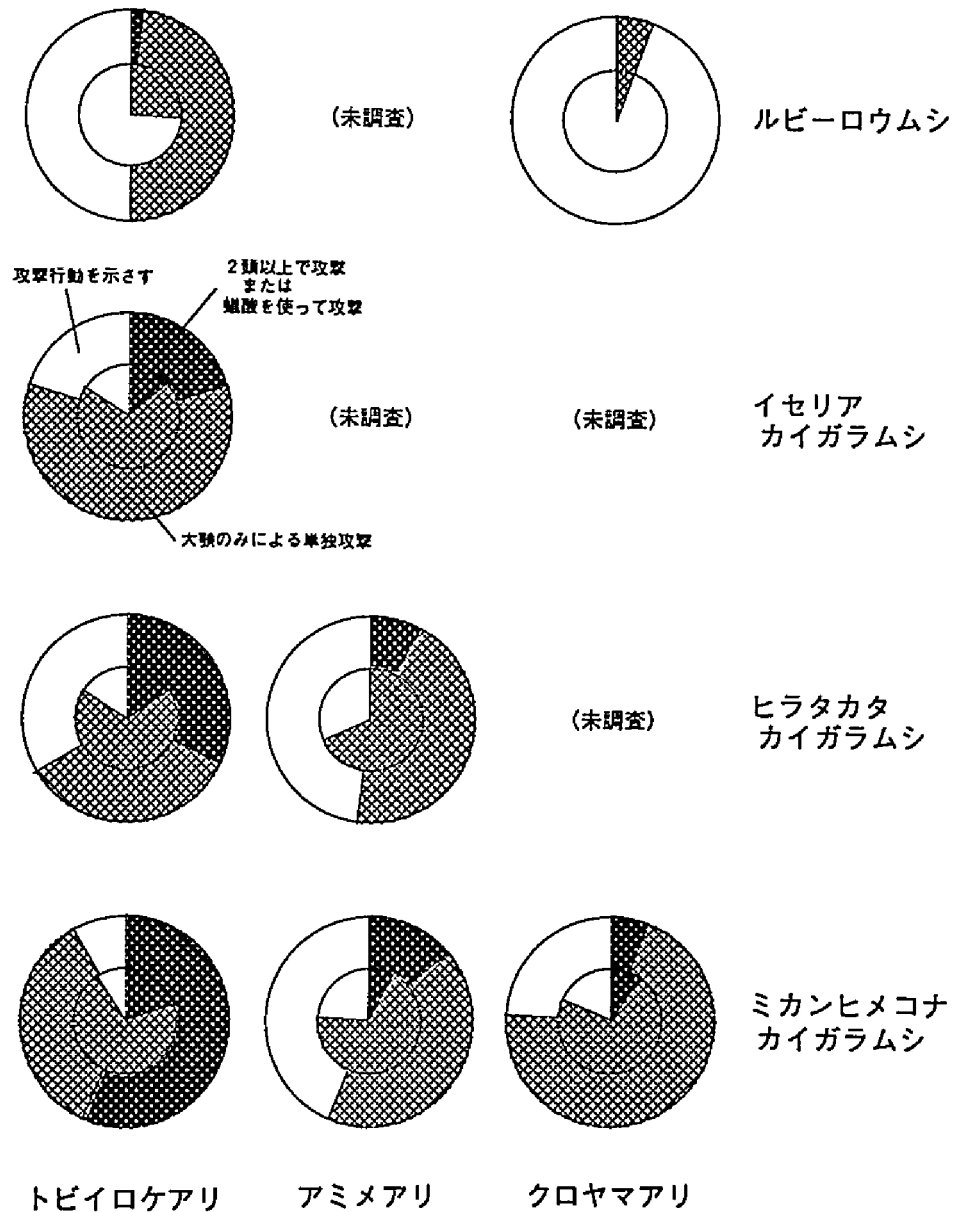


図5-1 2種類の捕食者モデルに対する随伴アリの反応。アリの行動を3種類に分類してその割合を示した。内側の円グラフはコバチモデルを、外側の円グラフはヒメアカホシテントウモデルを用いたときの結果を表している。1種類のモデル実験（1つの円グラフ）につき、ミカンヒメコナカイガラムシとトビイロケアリの組み合わせ（左下）では100回、それ以外の組み合わせでは50回の試行をおこなった。



ぞれ20%と32%)。

ルビーロウムシでは、いずれのモデルに対しても半数以上の試行において攻撃行動をしめさなかった(コバチモデルでは74%、ヒメアカホシテントウモデルでは50%)。「激しい攻撃」は、ヒメアカホシテントウモデルの試行の2%でしめされただけで、コバチモデルではまったく観察されなかった。ルビーロウムシを訪れるクロヤマアリにおいては、攻撃行動をしめさない試行の頻度はさらに高くなり、いずれのモデルに対しても、6%の試行において「攻撃」が観察されるにとどまった。

トビイロケアリ同様、アミメアリにおいても、ミカンヒメコナカイガラムシに随伴している場合に比べて、ヒラタカタカイガラムシを随伴している場合には、攻撃行動をしめす頻度は低くなった。ヒメアカホシテントウモデルに対する「激しい攻撃」は6ポイント低く、コバチモデルに対しては「激しい攻撃」は観察されなかった。攻撃行動全体の頻度もそれぞれ低かった。

## (2) 随伴アリを除去した場合のカイガラムシの増殖・生存率と寄生率の変化

ミカンヒメコナカイガラムシの夏(6月下旬~8月上旬)の1世代の増殖率は、アリの除去によって有意に低くなった(表5-2(a)、Wilcoxonの符号順位検定、 $T=1, P<0.01$ )。全部の反復のデータをこみにした平均増殖率は、対照区で1.39であったのに対し、アリ除去区ではその約0.05倍である0.070であった。

ヒラタカタカイガラムシの夏(6月下旬~8月上旬)の1世代の増殖率も、アリの除去によって有意に低くなった(表5-2(b)、Wilcoxonの符号順位検定、 $T=4, P<0.01$ )。平均増殖率(2つの処理区とも増殖率が0となった反復のデータもこみにした)は、対照区で0.089、アリ除去区ではその約0.10倍である0.0092であった。1990年の調査によって得られた体長3 mm以上の発育段階にかかるコバチ類による寄生の比率と、91年の調査によって得られた1世代全体にかかるコバチ類の寄生率のいずれも、アリ除去区では、対照区に比べて有意に低かった(表5-3、 $\chi^2$ 値による独立性検定、 $\chi^2=37.977, P<0.001$ )。

ルビーロウムシの定着から産卵までの生存率は、対照区にくらべてアリ除去区では

有意に低かった（表5 - 4、 $\chi^2$  値による独立性検定、 $\chi^2=5.731, P<0.05$ ）。また、ルビーアカヤドリコバチ第1世代による幼虫時の寄生率も、対照区にくらべてアリ除去区で有意に低かった（表5 - 4、 $\chi^2=49.104, P<0.001$ ）。アリ除去区のルビーアカヤドリコバチ第2世代による成虫時の寄生率は、第1世代による寄生率同様、対照区にくらべて低い値をしめしたが、有意差は検出されなかった（表5 - 4、 $\chi^2=3.192, 0.05$

表5 - 2 アリの除去がミカンヒメコナカイガラムシ (a) とヒラタカタカイガラムシ (b) の夏期（6月下旬～8月上旬）の1世代の増殖率に与える影響。いずれの種類とも1990年、1991年の結果をこみにして示してある（(a)では反復9～13、(b)では反復10～13までが91年の結果を示す）。(b)の結果のうち、いずれの処理区とも導入したカイガラムシが全滅して、増殖率が0になった2つの反復の結果は表に示していない。

(a) ミカンヒメコナカイガラムシ

処 理	反 復													平均
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
対照区	1.143	3.857	2.429	0.586	1.614	2.286	0.129	0.000	1.329	1.571	0.457	0.571	2.100	1.390
アリ除去区	0.014	0.171	0.000	0.000	0.014	0.271	0.014	0.086	0.200	0.043	0.000	0.000	0.100	0.070

処理間に1%水準で有意差あり（Wilcoxonの対検定、 $T=1$ ）。

(b) ヒラタカタカイガラムシ

処 理	反 復													平均
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
対照区	0.038	0.100	0.075	0.025	0.050	0.025	0.400	0.000	0.063	0.088	0.038	0.150	0.288	0.103
アリ除去区	0.000	0.013	0.013	0.000	0.000	0.000	0.050	0.038	0.013	0.000	0.000	0.000	0.013	0.011

処理間に1%水準で有意差あり（Wilcoxonの対検定、 $T=1$ ）。

表5 - 3 ヒラタカタカイガラムシ夏世代のコバチ類による寄生率に与えるアリ除去の効果。1990年(a)は、3 mm以上の個体についてのデータのみを示した。生存個体数と被寄生個体数の比は処理間で有意に異なっていた ( $\chi^2$  値による独立性検定、 $\chi^2 = 37.977, P < 0.001$ )。1991年(b)の被寄生個体数は、1世代期間(飼育期間)中に確認された各処理区の寄生個体の総数である。また、この期間中に確認した各処理区の定着個体総数から被寄生個体数を差し引いたものを非寄生個体数とした。非寄生個体数と被寄生個体数の比は処理間で有意に異なっていた ( $\chi^2 = 72.084, P < 0.001$ )。いずれの年も、全反復のデータを込みにした。

(a) 1990年

処 理	生存個体数	被寄生個体数	平均寄生率* (%)
対照区	63	364	85.25
アリ除去区	11	412	97.40

(b) 1991年

処 理	非寄生個体数	被寄生個体数	平均寄生率** (%)
対照区	591	799	57.48
アリ除去区	472	1161	71.10

\* 平均寄生率(%) =  $100 \times \text{被寄生個体数} / (\text{生存個体数} + \text{被寄生個体数})$

\*\* 平均寄生率(%) =  $100 \times \text{被寄生個体数} / (\text{非寄生個体数} + \text{被寄生個体数})$

表5 - 4 ルビーロウムシにおける、ルビーアカヤドリコバチ第1世代による幼虫時の寄生率、ルビーアカヤドリコバチ第2世代による成虫時の寄生率、定着以後産卵までの生存率のそれぞれに与えるアリ除去の効果。5組の反復のデータを込みにしてある。それぞれの処理区の飼育開始時の定着個体数は101~401頭であった。

	対照区	アリ除去区	$\chi^2$ 検定による 有意差確率
飼育開始時の 定着幼虫数	1465	994	—
幼虫時の 被寄生 個体数	58	113	$P < 0.001$ *
越冬直前の 成虫 個体数	278	156	—
成虫時の 被寄生 個体数	42	35	$0.05 < P < 0.1$ **
産卵を開始した 成虫個体数	140	67	$P < 0.05$ ***

- \* 幼虫時の被寄生個体数と、飼育開始時の定着幼虫数からそれを除いた数との比率を検定した。
- \*\* 成虫時の被寄生個体数と、越冬直前の成虫個体数からそれを除いた数との比率を検定した。
- \*\*\* 産卵を開始した成虫個体数と、飼育開始時の定着幼虫数からそれを除いた数との比率を検定した。

$<P < 0.1$ )。

#### 4. 考察

甘露を排出する植食性昆虫の様々な種において、甘露を採餌するためにその植食者個体（集団）にアリが常時随伴しており、アリがその植食者に対する天敵の攻撃を妨

害して半翅目の生存率を高めていることが知られている (Way, 1963; Boucher et al, 1982; Fritz, 1982, 1983; Wood, 1982; Takeda et al, 1982; Bristow, 1984; Maschwitz & Hänel, 1985; Takada & Hashimoto, 1985; Buckley, 1987など)。本研究では、ミカンヒメコナカイガラムシとヒラタカタカイガラムシにおいて、天敵の攻撃に対する随伴アリの防御 (妨害) によって、生存率が増加していることが、野外での随伴アリの行動観察やアリの除去実験により明らかになった。

ミカンヒメコナカイガラムシでは、アリの随伴による天敵の作用の減少を直接測定することはできなかったが、本種を随伴するアリが捕食者に対して非常に攻撃的であること、アリが常時この種の個体または集団に随伴していること、この種の個体がトビロケアリのつくったシェルター内でしばしば発見されること、アリの随伴がなければ多くの捕食者がこの種を餌として利用すること (第4章参照)、などの点を考慮すると、ミカンヒメコナカイガラムシにおいては、随伴アリによる対天敵防御効果はきわめて大きいと考えられる。

アリとの間に強い共生的関係を結んでいる甘露生産性の植食性昆虫には、強い集合性 (Abe, 1992など) や自らの成長にも不可欠なアミノ酸などの蜜素分を含む甘露の生産 (Maschwitz & Hänel, 1985) が認められる場合が多い (Maschwitz & Hänel, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990)。こうした特徴は、より多くのアリ個体を誘引するために有効であると考えられる。ミカンヒメコナカイガラムシが属するコナカイガラムシ科には、アリとの間に非常に密接な共生関係を結んでいる種類が数多く知られており (Maschwitz & Hänel, 1985; Raimer et al., 1990)、これらのなかには、以上のようなアリの誘引するのに有利な形質を備えているものもいくつか確認されている。ミカンヒメコナカイガラムシの甘露の成分については分析中であるが、アリの随伴頻度や攻撃性の強さから見て、ある程度のコストを投じてアリにとって栄養的に価値のある甘露を排出していると思われる。また、ミカンヒメコナカイガラムシは各個体が折り重なるようにして密着した集団を形成して、アリの触覚による刺激に正確に反応して甘露を排出する。こうした特徴はアリの採餌にとっては有利である。このようにミカンヒメコナカイガラムシは、アリとの間に強い相利共生的な関係を結んでいると考えられ

る。

ヒラタカタカイガラムシにおいては、アリの除去下ではコバチ類による寄生が有意に増加しており、コバチの探索行動や産卵行動が随伴アリによって妨害される場面やコバチがアリに追跡されて遠くまで飛翔する場面も野外でしばしば観察された。しかし、ミカンヒメコナカイガラムシの場合に比べて、随伴アリの攻撃性はそれ程は強くなく、また、甘露排出様式や集合性もそれ程アリの採餌効率を上げるのに適応的ではなかった。随伴アリが特定の個体や集団を常時護衛していることはほとんどなく、アリが随伴している集団内でもしばしばコバチの産卵行動が観察された。本種では、ミカンヒメコナカイガラムシのような強いアリとの相利共生的関係は進化していないと思われる。その結果、たとえアリが随伴している場合でも、非常に強い寄生を受けており、かろうじて個体群を維持している状態にあると考えられる。

これら2種のカイガラムシには強い捕食作用がはたらいており（第4章）、たとえアリの随伴があってもその増殖力は低く、アリの随伴によってかろうじて2種の個体群が存続しているものと思われる。アリを除去した場合、これら2種の個体群の1世代間の平均増殖率はきわめて低くなり、多くの導入集団は絶滅した。もし、アリとの共生的関係がなければ、これら2種の局所的な絶滅の頻度はもっと高くなり、それによって捕食者・寄生者群集は貧弱なものになり、かえって2種の個体群動態は不安定なものになると考えられる。アリとの共生的関係は、2種の生存にとってきわめて有利であるばかりではなく、それらの個体群動態を安定化する上で大きな役割を果たしているものと思われる。アリが随伴してもなおかつある程度の局所個体群の絶滅が生じるヒラタカタカイガラムシの方が、ミカンヒメコナカイガラムシよりも個体密度の変動が大きいという事実（第2章図2-3）は、上の推論を裏付ける。

アリの季節性や活動性に関しては詳しい調査をおこなっていないが、カイガラムシの個体または集団に随伴する期間はある程度限られており、また、カイガラムシの集団がある程度大きくなると随伴アリによる対天敵防御の効率は低下しはじめるであろう。したがって、アリとの共生関係が捕食作用を無効にして、カイガラムシ個体群の指数的な増加を促進することはないと考えられる。

ルビーロウムシにおいても、アリの随伴によりルビーアカヤドリコバチの寄生率とともに定着から産卵開始までの生存率も減少していたが、アリを除去した場合との差は、前2種に比べてかなり小さかった（前2種では1世代間の増殖率を求めているのに対して、ルビーロウムシでは定着から産卵開始までの生存率を求めているため、単純には比較できないが、ルビーロウムシの場合、産卵開始後から定着完了後までは甘露の排出が見られずアリの随伴もなくなるので、1世代間の増殖率に換算しても、この傾向は変わらないと思われる）。ルビーロウムシの甘露の排出様式は、アリの採餌には必ずしも適応しておらず、密集した集団が形成されないかぎり、甘露を採餌するアリがルビーロウムシの個体（集団）を直接訪れる頻度はきわめて低く、また、常時随伴しているアリは観察されなかった。その反面、ルビーロウムシは強固なカイガラを形成するため捕食者の攻撃をほとんど受けない。そのため、アリの随伴がなくても前2種のような極端な生存率の低下はおこらないと考えられる。ルビーロウムシではアリとの共生的関係のもつ重要性は前2種に比べて小さく、個体群動態にあたえる影響も相対的に小さいと思われる。

ただし、本章の実験におけるルビーアカヤドリコバチによる寄生率は、柑橘園導入後2年から3年後に80～100%に達したとする安松(1953)の結果にくらべて著しく低かった。彼の結果では、寄生率の増加にともなって個体を発見するのも困難なほどルビーロウムシ密度は減少しており、本研究における結果とはやや異なる。この点については、ルビーアカヤドリコバチの寄生を妨げる他の要因を考慮して、今後、解析を進めなければならない。

イセリアカイガラムシでは、アリ除去実験をおこなっておらず、アリの随伴がどの程度、捕食作用を緩和しているのかを定量することはできなかった。しかし、本種に随伴するアリは、ルビーロウムシに随伴する場合に比べてはるかに強い攻撃性をしめしており、ヒラタカタカイガラムシに随伴する場合とほぼ同様の攻撃性をしめしていた。イセリアカイガラムシは甘露を、空中に飛散させることなく、アリが随伴しているときに比較的大型の水滴状にして排泄する。また、第4章で見たように、本種はベダリアテントウを中心とする捕食者による強い捕食作用をうけているにもかかわらず

ず、その個体群が安定して存続していた（ベダリアテントウによるイセリアカイガラムシの生物学的防除の多くの実施例では、その捕食作用によりイセリアカイガラムシは絶滅に近い状態まで密度が低下している（Doutt, 1964; Caltagirone & Douth, 1989; DeBach & Rosen, 1991））。こうしたことから、ミカンヒメコナカイガラムシほどではないにしても、ヒラタカタカイガラムシと同程度には、イセリアカイガラムシとアリ類との間にも相利共生的な関係が成立しており、本種の個体群存続にアリの随伴効果が大きく貢献しているものと推測される。

カメノコロウムシについては、今のところアリの随伴効果に関するデータをまったく得ていない。本種は、移動性ではあるが、同属のルビーロウムシ、ツノロウムシと同じくロウ状の厚いカイガラを形成しているため（ただし2種のカイガラに比べると薄い）、アリの随伴がなくとも個体群が消滅してしまうほどの捕食を受けないのかも知れない。

ヤノネカイガラムシでは、排泄物はカイガラの構造物に使用されると考えられており、甘露を生産していない（Beardsley & Gonzalez, 1975）。したがって、アリとの間に直接的な共生関係は成立しない。しかし、ヤノネカイガラムシはウンシュウミカンのほぼすべての地上部を定着場所として利用できる所以他種のカイガラムシと近接して定着していることが多く（第2章）、他種のカイガラムシに随伴しているアリがヤノネカイガラムシの天敵の活動を阻害する可能性は十分考えられる。調査地においては、ヤノネカイガラムシを探索中のヤノネキイロコバチがルビーロウムシやミカンヒメコナカイガラムシに随伴するトビイロケアリに攻撃されている場面がしばしば観察されている。カイガラムシとアリとの相利共生関係を介したカイガラムシ種間の間接的な相互関係は、今後明かにすべき興味深い問題である。

ミカンヒメコナカイガラムシについて考察したように、カイガラムシの集合性とアリの採餌戦略やアリの随伴効果の大きさとの関係は今後明らかにしなければならない問題である。ミカンヒメコナカイガラムシやヒラタカタカイガラムシなど、アリとの共生関係に強く依存している種類では、寄主植物の部位による他種との重複によってはそれほど深刻な影響を受けず（移動性種では吸汁部位の微細な変更は可能である）、



両者の密度が著しく高くなった場合にはじめて種間競争が重要になるのかも知れない。野外では大半の種類がほぼ同じ生息部位を利用していたが（第3章）、第4章で見た捕食の効果の他にアリとの共生的関係が生息部位の重なりを許す一因になっている可能性がある。

アリの誘引効果だけを考えた場合、特に個体数が少なくて大きな集団を形成できない場合には、他種が既に形成している集団の近くに定着したり、あるいは他種個体と混成した集団を形成した方が有利である。定量的なデータは得ていないが、これまで、移動性の複数種からなる集団やルビーロウムシの集団内に形成された移動性種の小規模な集団が野外でしばしば観察されている。カイガラムシ種間の共存によるアリ随伴効果の促進とそれにとまなう生存率の変化の定量は、今後の課題である。

天敵モデルによる実験から、カイガラムシに随伴するアリの種間にも捕食者に対する攻撃性に大きな差のあることがしめされた。調査地ではトビイロケアリによる対天敵防衛がもっとも効果が高いと考えられるが、必ずしもトビイロケアリはすべての株に分布しているわけではない。特にトビイロケアリはアミメアリと拮抗関係にあり、1株単位で見た場合、両者の分布が重なっていることはなかった。アミメアリとトビイロケアリの間には占有する樹木をめぐる激しい競争が生じ、他方が一方を攻撃して駆逐し、採餌場所を乗っ取ってしまう例が報告されており（森下, 1939）、調査地においても、アミメアリがトビイロケアリの占有している株に侵入して、トビイロケアリの巣を全滅させた事例を1例観察している。このとき、約2週間ほど両者の闘争が続いたが、その間、株上のミカンヒメコナカイガラムシに随伴するトビイロケアリの個体数、攻撃性は急激に低下し、捕食性天敵の活動が著しく増加するとともに、ミカンヒメコナカイガラムシの個体数は急激に減少した。トビイロケアリの防御行動に比べてアミメアリの防御行動は攻撃性が弱く、アミメアリに入れ替わった後もミカンヒメコナカイガラムシの個体数（集団数）は減少を続けた。また、アミメアリのいずれかが占有している株では、クロヤマアリ、クロオオアリの随伴行動は、それらがいない株でのものと比べて明らかに変化した。アリ間の種間競争は数多く報告されており（Hölldobler & Wilson, 1990）、アリの種内・種間の競争やアリの群集レベルでの活

動の季節性は、カイガラムシの群集構造を大きく変える潜在的な力をもっていると推察される。アリ各種の個体群動態、空間分布、季節性、種間競争などがカイガラムシ群集におよぼす影響については今後解析しなくてはならない。

本研究ではとりあげなかったが、アリは捕食者としての側面を強く持っており（Hölldobler & Wilson, 1990）、随伴アリが甘露生産植食者以外の植食者を排除することによって、甘露生産植食者に有利な効果を与えている場合が知られている（Skinner & Whitaker, 1981; Ito, 1991a, bなど）。こうした効果についても、今後解明しなくてはならない。

## 6 章 寄主植物の個体内異質性が定着場所選択に及ぼす影響

### 1. 緒言

植食性昆虫の個体群を制御する要因として、またその群集構造を決定する要因として、種内・種間競争を重視する立場 (Murdoch, 1966; Ehlich & Birch, 1967; Janzen, 1973 など) と、捕食・寄生の影響を重視する立場 (Hairston et al., 1960; Slobodkin et al., 1966) が古くより存在していたが、多くの研究が集積されるにつれて、後者の立場がより有力となってきた (Lawton & Strong, 1981; Connell, 1983; Schoener, 1983; Strong et al., 1984)。しかし、1980年代なかばを過ぎるまで、植食性昆虫とその寄主植物の間の相互作用のあり方に目を向けて、そこから植食性昆虫の個体群動態や群集構造を捉えようとする試みはなされなかった (Price et al., 1984; Hunter et al., 1992)。

しかし、植食性昆虫の食性の進化や種分化への関心と植物の化学的防衛反応の存在や進化への関心から、植食性昆虫の餌資源としての寄主植物の化学的組成が研究・論議の対象になり、寄主植物との相互作用や寄主植物と植食性昆虫の間の共進化に関する理論的・実証的研究が進んだ (Ehlich & Raven, 1964; Feeny, 1970, 1975; Rhoades, 1979, 1985; Crawley, 1983; Denno & McClure, 1983; Futuyma, 1983; Coley et al., 1985; Barbosa & Schultz, 1987; Mattson et al., 1988; Bryant et al., 1989; Karban & Myers, 1989)。特に、近年、植物組織の生化学的な特性の測定技術が進歩するにつれて、寄主植物の個体間、あるいは個体内の部位間には化学的成分の変異があり、植食性昆虫にとっての栄養としての条件・質も大きく異なっていることがつぎつぎに明らかにされるようになってきた (Ehlich & Raven, 1964; Feeny, 1970, 1975, 1976; Coley et al., 1985; Karban, 1987; Mattson et al., 1988; Kearsley & Whitham, 1989)。そうした研究により、こうした質の差は、寄主植物自身のもつ遺伝的な変異に起因するほか、寄主植物の加齢現象・繁殖スケジュールなどの生活史や季節性、外的な環境条件の時空的変動、過去の食植性昆虫の食害の作用とそれに対して植物が誘導する防御反応(induced defense mechanism) などによってもたらされることが明らかになってきた。

以上のような研究の成果をふまえて、植食性昆虫の個体群・群集研究においても、寄主植物の質の変異性が目立って重視されるようになってきた (Crawley, 1983; Whitham, 1984; Karban, 1987, 1989; Hunter et al., 1992)。上のような寄主植物のさまざまなレベルに見られる質の変異は、当然のことながら、食植性昆虫個体の繁殖成功に大きな影響をあたえ、食植性昆虫はそうした変異に適応した生息場所選択を進化させることが予想される。実際に、多くの食植性昆虫において寄主植物の異質性に適応した生息場所選択をおこなっていることが知られている (Schultz, 1983; Whitham et al., 1978)。寄主植物の異質性は、直接生存・繁殖過程に作用して個体群動態に影響を与えるだけでなく、植食性昆虫の生息場所選択のあり方とその空間分布を強く規定して、個体群動態や群集構造に大きな影響を与えるであろう (Kareiva, 1982; Schultz, 1983, 1988; Whitham et al., 1984; Karban, 1989; Hunter & Price, 1992; Rossiter, 1992)。

固着性のロウムシ属 2 種、ルビーロウムシとツノロウムシはそれぞれおもに 0 歳枝と 1・2 歳枝を定着場所として利用しており高密度な集団を形成していることが 3 章でしめされた。また、第 4 章においては、これら 2 種の死亡要因に占める捕食・寄生の割合が小さく、その大部分が寄主植物に起因すると思われる原因によって占められていることが推定された。さらに、第 5 章では、アリの随伴による捕食・寄生の減少率もそれほど大きくなく、やはり、それ以外の要因が死亡要因の大きな部分を占めていることが示唆された。

固着性カイガラムシにおいては、移動して定着場所を選択する機会が生涯のうちただ 1 度の、しかも短かい時間に限定されている。したがって、大部分の個体が孵化した株内のきわめて限られた部分の中に生涯を通じての生息・吸汁場所を定めることになる (ただし、一部の個体は風によって分散する。安松, 1955)。しかし、ウンシュウミカンの個体 (株) では、一般の樹木に見られるように、古い組織 (幹・枝) から複数の新しい枝が分枝していくという、一定の空間的なパターンをもって加齢条件の異なる部位が存在している。そのため、特にこれらの種類では定着 (生息) 場所選択の在り方が繁殖の成否に強く関係しており、そうした定着 (生息) 場所選択のあり方を通して、寄主植物内の異質性がカイガラムシの個体群動態に影響を及ぼしているこ

とが予想される。

以上のような観点から、本章では、寄主植物内の異質性や寄主植物の変化がカイガラムシの個体群におよぼす影響について検討する。まず、固着性カイガラムシの2種、ルビーロウムシ、ツノロウムシの定着場所の選好性と様々な定着場所での生存過程を解析することにより、いかなる要因がいかにより2種の定着場所選択の特性に影響をあたえているのかを明らかにする。そして、その結果から、2種のカイガラムシの生存は寄主植物の組織の質に大きく依存しており、寄主植物個体内の異質性が個体群動態に強く作用していることをしめす。

本研究では、生息場所としての植物の質をカイガラムシの生存率、産卵数などの適応度要素によって間接的に評価した。直接、生息場所としての質の良し悪しを決めているのは、樹皮、木化組織、毛などの物理的構造、水分含量、窒素含量、同化物質の流量などの栄養条件、植食性昆虫の消化作用を阻害する酵素や毒物質などの化学組成、その他のさまざまな属性の状態であるが、本研究では、それらとカイガラムシの適応度との相関関係、因果関係についての解析はおこなわなかった。そうした属性の測定と異質性をもたらす至近的な要因の特定は、植食性昆虫と植物の相互作用を明らかにするうえで不可欠である。しかし、野外において、植物の異質性が、植食性昆虫の個体群に実際にどの程度影響を与えているかを把握するには、まず、植物の部位間による植食性昆虫の適応度の変異の実態を知る必要がある。すなわち、植物の異質性が、個体群レベルで植食性昆虫・植物相互作用系に与える影響の実態を解明するためには、至近的な要因の解明のための物理・化学的手法と、野外における個体群過程と個体群変動の実態を把握するための生態学的手法の両方が必要となる。本章では、おもに後者の手法に力点を置いて解析を進める。

## 2. 方法

### 定着場所選好性

1986年の11月に、7種のうちツノロウムシだけが高密度に発生している4株（ツノ

ロウムシのグレイドは3で他の種のグレイドは0または1)とルビーロウムシだけが高密度に発生している2株(ルビーロウムシのグレイドは3で他の種のグレイドは0または1)を調査地より選び出した。これらの各株にある3ないし5本の幹からそれぞれ2本を任意に選び、その幹から分枝する数本の単位枝上のさまざまな年令の部位(単位梢)に長さ50mmの調査区を幹1本あたり5~10ヶ所設けた(図6-1)。調査区は、根元の近く、樹冠内部から樹冠の表層部、樹の頂上部にいたる樹冠のさまざまな位置に設定した。それぞれの株に1ヶ所、根元付近の幹の上に50mm四方の調査区を設定した。調査区設定の時点で既に個体が高密度に定着している部位や単位枝には調査区を設定せずに、吸汁による寄主植物への影響を除いた。すべての調査区は油性

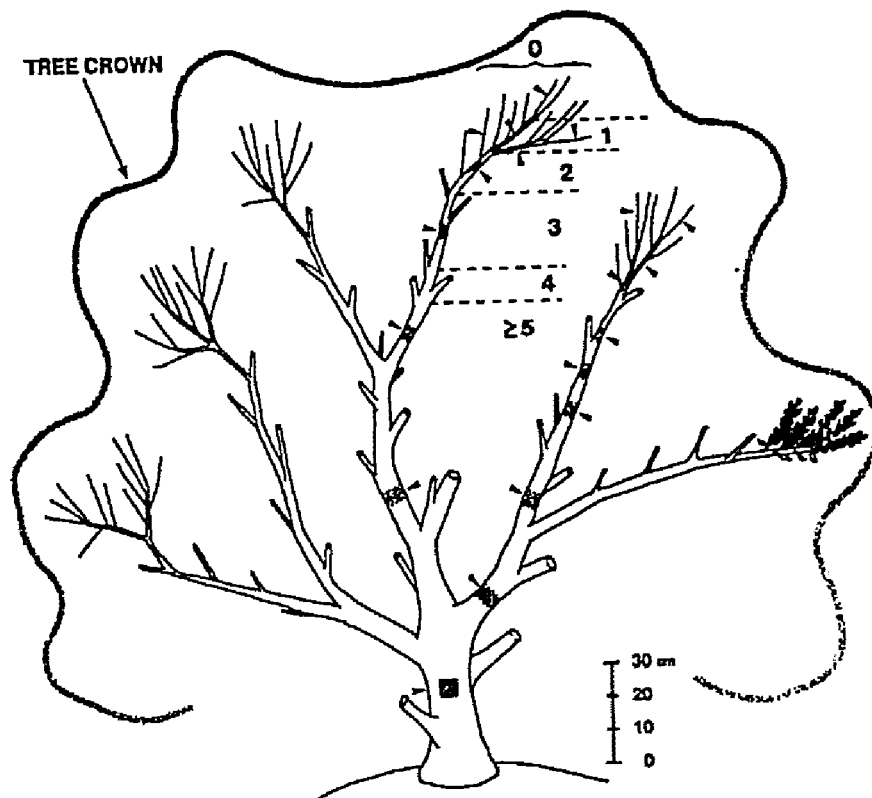


図6-1 ウンシュウミカンの樹内のさまざまな部位に設けた調査区(矢印や影をつけた部分で示す)。ルビーロウムシの定着場所選好性を調べるために選定した株の見取り図。数字は枝の年令をあらわす。一番右側の枝の先端部以外は葉を省略して描いた。

塗料で標識をつけた。

1987, 88年のそれぞれ6月下旬から7月下旬まで、調査区に定着したそれぞれのカイガラムシの1令幼虫個体数を毎週（各年、計5回）調査した。Southwood & Jepson (1962)の方法を使って、それぞれの調査区ののべ定着幼虫数を推定した。また、定着幼虫密度の高かった計6ヶ所の調査区については、調査区の一部を撮影して個体間の相互作用についての情報を得た。最近接個体までの距離の頻度分布をMorisita (1954)の方法によってポアソン分布から算出された期待値の分布と比較した。

#### 定着後の生存過程

定着選好性を調べた調査区に定着した幼虫のその後の変化を、8月上旬から翌年の7月まで約1ヶ月間隔で調査することにより、定着から繁殖までの生存過程と産卵数を調べた。油性の塗料を用い個体識別して、発育段階と生死の別、死亡要因を各回の調査で記録した。死亡要因は大きく4つの要因、「寄生」、「捕食」、「生理死」、「不明」に分類した。寄生による死亡は体表を覆うロウ状物の色彩の変化や寄生蜂の脱出孔によって容易に識別される。また、寄生蜂の脱出した後のカイガラムシの虫体やロウ状物は比較的長期間落下せずに残るので見逃しが少ないと考えられる。捕食による死亡はほとんどの場合ロウ状物が残るので、これも容易に識別できる。この2つの原因による死亡と菌類が発生した場合、甘露の排出により生存を確認した場合以外は、2種の個体の生死を外観で判別することはきわめて困難である。複数回の調査により、成長が著しく遅延している場合は生理的に死亡した個体と見なし、調査区より除去した。除去直後に虫体を観察し解剖した結果、成長の遅れていた個体はすべて虫体が乾燥しているか、菌類が繁殖しているのが確認され、全個体が死亡していた。調査の間に痕跡を残さずに消失した個体は死亡要因不明としたが、寄生や捕食による死亡では痕跡を確認しやすいことから、この範疇に分類された死亡個体の多くは生理死によるものと考えられた。

#### 定着幼虫の密度がおよぼす生存過程への影響

ルビーロウムシにおいて、定着幼虫の密度が生存・産卵数にあたえる効果を測定す

るために、定着幼虫密度を操作して野外飼育をおこない、生存率および産卵開始期まで生存した成虫の蔵卵数を調べた。寄主植物の栄養状態や食害の履歴、微気候の効果を最小限に抑えるために、同一株上の隣接した0歳梢に3段階の密度に操作した実験（密度）区を設定し、反復として5株で同様の操作をおこない、それぞれの実験区で飼育をおこなった（飼育A）。低い密度での操作は調査対象とする個体が少なくなってしまうので、さらに反復の数を10組に増やして同様の別の飼育をおこなった（飼育B）。1つの実験（密度）区は、直径3.1 - 3.4mm, 長さ18 - 22cm（7月中旬に計測した値）の0年梢1本に別々に設定した。ここで設定した飼育Aの3段階の密度区と飼育Bの2段階の密度区の基準は、次項で述べる4段階の密度クラス（表6-2）の基準に合わせた（表6-1）。

表6-1 ルビーロウムシの定着幼虫の密度がその後の生存や産卵数に与える影響を調べるためにおこなった、2種類の野外飼育における密度操作。それぞれの野外飼育において、幼虫個体を0歳梢に定着させてから一部の個体を除去して、1本の梢上の密度を表に示した密度（表面積100mm<sup>2</sup>当たり個体数）の範囲内に調節し、それぞれの実験（密度）区とした。それぞれの実験区の密度の基準は表6-2に示した「密度クラス」に対応させた。

#### 飼育A

実験（密度）区の名称	表面積100mm <sup>2</sup> 当たり個体数	飼育した定着幼虫数
過密区	22 - 25	350 - 450 *
高密度区	10 - 13	150 - 250 *
中密度区	5 - 7	100

#### 飼育B

中密度区	5.5 - 6.2	50 - 200 **
低密度区	1, 2 未満	20 - 31 **

\* 飼育した定着幼虫のうち、実験区を設定した梢の中心部に位置する、あらかじめ標識した100個体だけを調査対象とした。

\*\* 飼育した定着幼虫のうち、実験区を設定した梢の中心部に位置する、あらかじめ標識した20個体だけを調査対象とした。



1989年の6月中旬から7月上旬にかけて、産卵期の成虫数頭を各実験（密度）区の近くに導入し、多数の1令幼虫を実験区内および周囲の梢に定着させた。幼虫の定着が始まってから10日後までに、導入した成虫を除去して過剰な個体や実験区周辺の定着幼虫個体を除去し、表に示した基準に従って密度を操作した。

飼育Aの過密区と高密度区では、実験区とした梢の中央付近に位置する100個体を選んで調査対象とした。これらの個体を識別できるように水性塗料で梢に標識した。残りの個体はそのままにして、調査対象個体とともに飼育したが、以後の生存過程は追跡しなかった。同様に、飼育Bの各密度区においても、梢の中央付近に位置する20個体のみを調査対象とした（表6-1）。

各実験区はテトロンゴース製の網で囲い、寄生蜂、アリなど他の昆虫の接近を排除した。翌年の繁殖期まで平均1ヶ月に1度の間隔で、各実験区内の（調査対象）個体

表6-2 ルビーロウムシとツノロウムシの生存率、産卵数に与える密度効果を解析するために設定した、定着幼虫の密度についての4段階の密度クラス。それぞれの種の1個体が過度の種内競争が無い状態で成熟したときに占める枝の表面積の平均値より「上限密度」を算出し、それに基づいて定着幼虫の密度を4段階に分類した。詳しくは本文参照。

ルビーロウムシ

密度クラスの名称	該当する密度の範囲（表面積100mm <sup>2</sup> 当たり個体数）
過密クラス	15.74以上
高密度クラス	7.87以上15.74未満
中密度クラス	3.935以上7.87未満
低密度クラス	3.935未満

ツノロウムシ

過密クラス	5.58以上
高密度クラス	2.79以上5.58未満
中密度クラス	1.395以上2.79未満
低密度クラス	1.395未満

の生死を確認し記録した。

### 統計解析

定着幼虫密度の株間変異を排除するため、株をブロックとしたブロック配置分散分析をSASで行ない、梢の年令の定着幼虫密度にあたる影響を解析した。データ数が不釣り合いであるためType III 平方和をもちいてF値を算出した（SAS, 1985）。定着幼虫の密度は調査区の表面積100 mm<sup>2</sup>あたりの定着した1令幼虫数とした。

定着幼虫密度の生存過程にあたる効果を解析するために、定着幼虫密度を4段階の密度クラス（低、中、高、過密）に分けた。種内の個体間競争のない状態で到達する雌成虫の平均的な占有面積（12.7 mm<sup>2</sup>（ルビーロウムシ）, 35.9 mm<sup>2</sup>（ツノロウムシ））を1個体が十分（密度効果を受けず）成熟するのに必要な最低限の空間（枝の表面積）と考え、個体が枝の表面に一様に定着した場合、全個体がこの空間を確保できる最大密度を「上限密度」と定義した。したがって、2種の上限密度は、ルビーロウムシで7.87/100 mm<sup>2</sup>、ツノロウムシで2.79/100 mm<sup>2</sup>となる。4つの密度クラスはこの上限密度の1/2, 1, 2倍をそれぞれ境界として区分した（表6-2）。

## 3. 結果

### （1）定着場所の選好性

ルビーロウムシでは、定着した1令幼虫の平均密度が0年梢でもっとも高くなり、梢の年令が増加するにつれて密度は減少した（図6-2(A)、 $F = 21.03$  (1987年);  $F = 5.54$  (1988年), ともに $P < 0.001$ ）。それぞれの年令の梢の定着幼虫密度をMann - WhitneyのU検定により対比較すると0年梢と他の年令の梢、1年梢と他の年令の梢の間に有意差が検出された（表6-3）。また、定着期を前半と後半に二分し、定着幼虫密度の梢の年令に対する分布を両者の間で比較すると、有意に異なっていることがしめされた（図6-3(A)、 $\chi^2 = 17.14$ ,  $P < 0.001$ ）。前半期に比べて後半期には、0年梢の定着密度に対する2-3年梢の定着密度が相対的に増加した。調査区内での定着幼虫の空間分布をみると、最近接個体までの距離が0.5 mm以下になる頻度はポアソン分布から予想

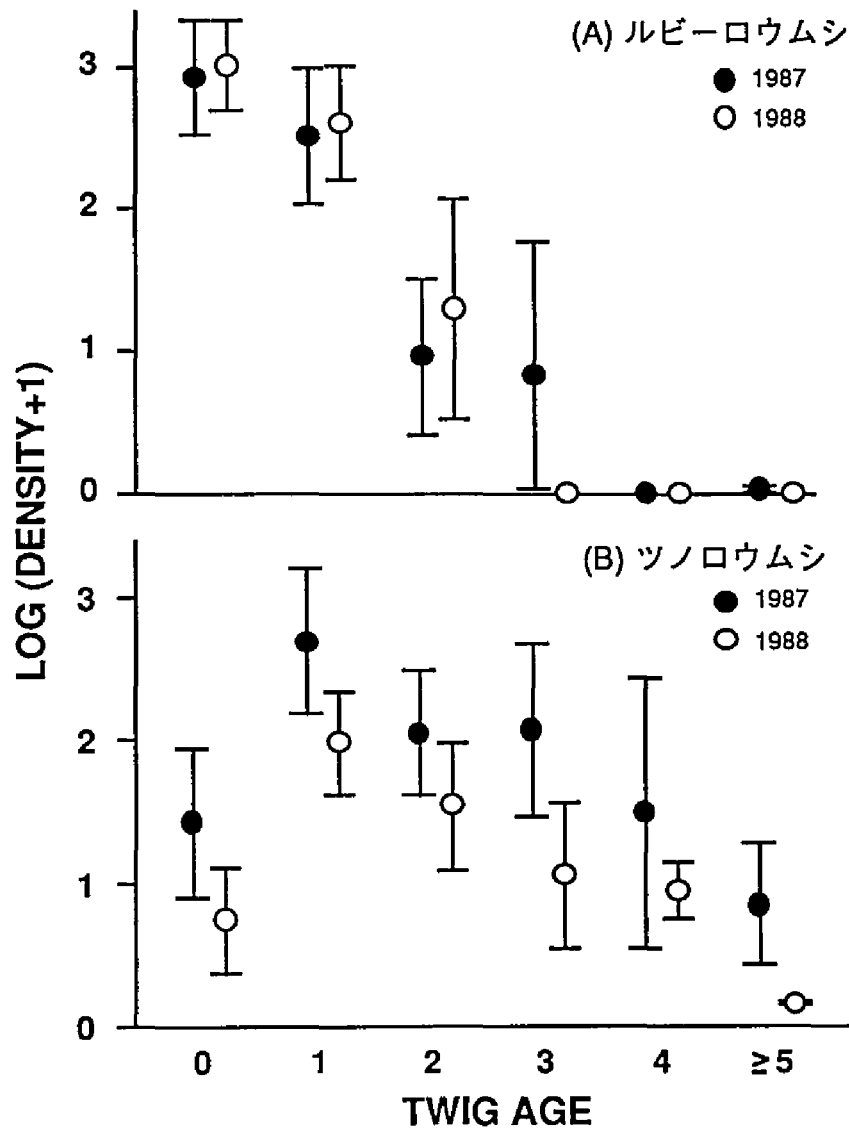


図6-2 枝の年令別にした定着した1令幼虫の平均密度（枝の表面積あたり個体数）。1987年、1988年の野外調査の結果にもとづく。縦棒は95%の信頼限界を示す。

表6 - 3 定着した1令幼虫の平均密度についての、異なる2つの枝年令の間でのU検定による有意差検定の結果。

枝の年令	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
ルビーロウムシ(1987)						ルビーロウムシ(1988)				
1	*					ns				
2	**	**				**	*			
3	**	*	ns			**	**	ns		
4	***	**	ns	ns		***	**	ns	ns	
≥ 5	***	***	*	ns	ns	***	***	*	ns	ns
ツノロウムシ(1987)						ツノロウムシ(1988)				
1	**					**				
2	ns	ns				*	ns			
3	ns	ns	ns			ns	*	ns		
4	ns	ns	ns	ns		ns	**	ns	ns	
≥ 5	ns	**	*	ns	ns	**	**	**	*	ns

\*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ , \*\*\*:  $P < 0.001$ , ns:  $P > 0.05$

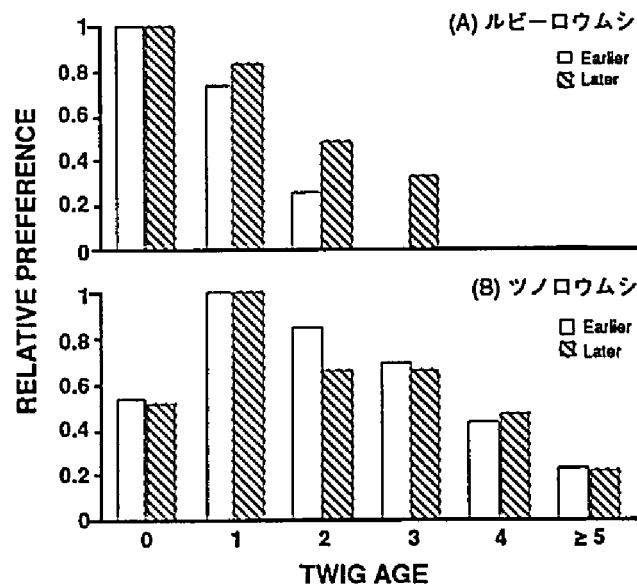


図6 - 3 枝の年令に対する定着場所としての相対的な選好性の経時的な変化。定着期間を前半と後半に二分して、各時期での枝の各年令の相対的な選好度を示す。相対選好度は、それぞれの時期でもっとも定着密度の高かった枝年令の定着密度に対する各年令の定着密度の比と定義した。図6 - 2に示した1987年、1988年のデータを込みにして算出した。

される期待値より明らかに低かったが、全体の分布はポアソン分布とわずかしこ異なっていなかった（図6 - 4(A)、 $\chi^2 = 8.48, 0.05 < P < 0.1$ ）。既に多数の個体が定着している調査区に新たに定着する1令幼虫は、最近接2個体の距離の分布を解析した結果、2個体間から等距離の部分に定着する傾向を示した（Fisherの正確確率検定、 $P < 0.05$ ）。

ツノロウムシでは、1年梢に定着する1令幼虫の密度がもっとも高く、0年梢や3年以上梢に定着する幼虫の密度は明らかに低かった（図6 - 2(B)、 $F = 7.50, P < 0.01$ （1987年）； $F = 7.75, P < 0.001$ （1988年）、表6 - 3）。梢年令に対する定着幼虫密度の分布は定着前半期と後半期の間で有意に異なっていた（図6 - 3(B)、 $\chi^2 = 271.45, P < 0.001$ ）。この差は、2年梢の定着幼虫密度が後半で大きく減少したことによる。最近接個体ま

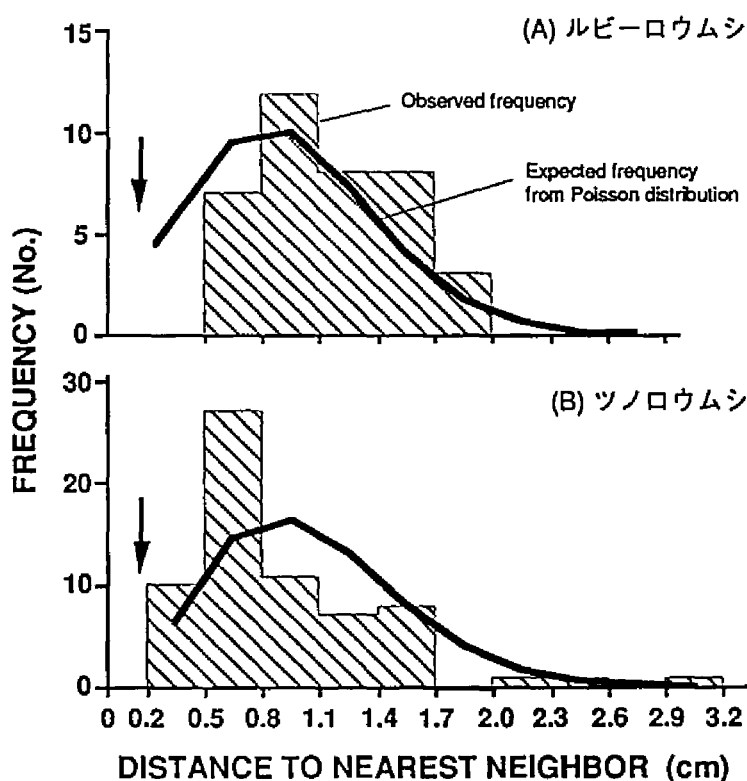


図6 - 4 ある定着幼虫個体の最近接個体までの距離の頻度分布（ヒストグラム）。Morisita(1954)の方法により、定着場所の分布がポアソン分布に従っていると仮定した場合の各距離区間の期待頻度を折れ線グラフで示した。矢印の示す距離は、定着直後の1令幼虫の平均体長を表す。

での距離の分布は、もっとも近接した距離区間（0.2 - 0.8 mm, 平均0.2 mmで個体間が接触する）での頻度がポアソン分布による期待値よりかなり高く、全体の分布はポアソン分布と有意に異なっていた（図6 - 4(B)、 $\chi^2 = 19.783, P < 0.001$ ）。ルビーロウムシと異なり、ツノロウムシでは、既に定着している個体の近接部を避けて定着する傾向は認められなかった（Fisherの正確確率検定,  $P > 0.05$ ）。

梢の年令ごとに、各密度クラスに属する調査区の度数分布を図6 - 5にしめた。1株内における各年令の梢の表面積の比率は図にしめた調査区合計数の比率とほとんど同じであった。

ルビーロウムシでは、0年梢を選好した結果として、0年梢の調査区の11%が過密

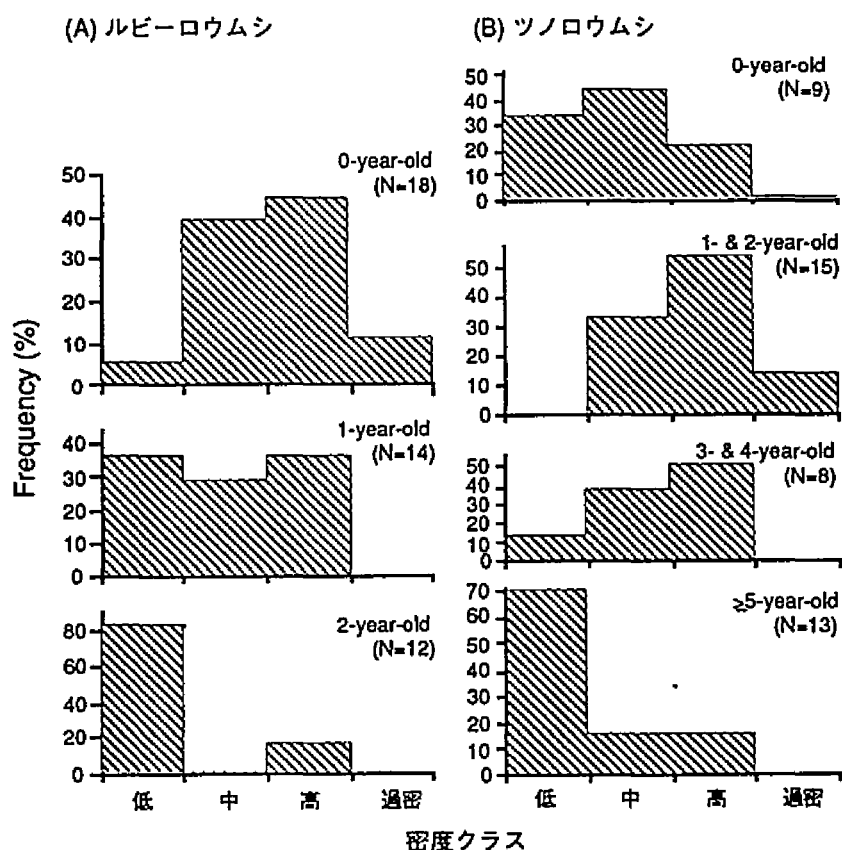


図6 - 5 4つの密度クラスに属する調査区の枝の年令別の出現頻度。1987年と1988年の野外観察のデータを込みにした。

クラスに属していた。中・高クラスを合わせると調査区の94.5%に達し、残りの5.5%が低クラスに属していた。1年梢では、過密クラスに達するまで幼虫が定着した調査区はなく、逆に、調査区の35%が低クラスにとどまった。2年梢では、調査区の83%が低クラスであった。

ツノロウムシでは、1 - 2年梢のみで過密クラスに属する調査区があった。また、1 - 2年梢の調査区はすべて中以上のクラスに属していた。3 - 4年梢の調査区はほとんどが中または高クラスに属していた。5年生以上では、69%の調査区が低クラスにとどまった。

## (2) 定着後の生存過程

ルビーロウムシ、ツノロウムシ両種共に、生理死と不明が定着後の死亡要因の大きな割合を占め、捕食と寄生による死亡はかなり少なかった(表6-4、6-5)。1988年に定着したツノロウムシのすべての幼虫個体は死滅し、繁殖期まで生存した個体はなかった。

アカヤドリコバチ (*Anicetus*) 属の寄生蜂2種によるそれぞれのカイガラムシに対する寄生は、1世代、2世代いずれの産卵期においても密度依存的な寄生率の増加をしめさなかった(表6-6)。

ルビーロウムシでは、同じ密度クラス内で比較すると、梢の年令が若いほど生存率が高かった(図6-6(A))。密度クラスと梢の年令の効果を同時に扱った分散分析の結果、梢の年令の生存率にあたる効果は有意であった( $F=4.49, P<0.05$ )。0年梢では過密クラス以外の3クラス間では生存率の有意差がなかった(平均生存率( $s$ ),  $s=0.12$ , 図6-6(A))。これらの密度クラスに比べ、過密クラスでは生存率がかなり低く( $s=0.002$ )、他のクラスとの生存率の間には有意な差があった(Mann-Whitneyの $U$ 検定,  $P<0.05$ 、図6-6(A))。1年梢においても、過密クラス以外の3クラス間に生存率の有意差はなかった( $s=0.023$ )。2年梢では低クラスで平均生存率( $s$ )は0.0051となり、高クラスではすべての個体が死亡した。

ツノロウムシでは、すべての密度クラスで0年から2年までの梢での生存率がもっ

表6 - 4 ルビーロウムシの定着から産卵開始までの生命表。1987年と1988年に実施した調査区での個体数調査の結果にもとづいて作成。

$x$	$lx$	$dx$	$dx$	$dx / lx (\%)$ *
発育段階	初期生存 個体数	死亡要因	死亡個体数	死亡率
(1987年)				
1 令幼虫 (定着後)	1723	生理死	143	8.30
		不明	1185	68.78
		合計	1328	77.07
3 令幼虫	395	生理死	122	30.89
		寄生	13	3.29
		不明	183	46.33
		合計	318	80.51
成虫 (越冬前)	77	生理死	41	53.25
		寄生	10	12.99
		不明	18	23.38
		合計	69	89.61
成虫 (産卵開始時)	8	—	—	—
定着から産卵開始まで (合計)			1715	99.54
(1988年)				
1 令幼虫 (定着後)	3959	生理死	860	21.72
		捕食	2	0.05
		不明	1573	39.73
		合計	2435	61.51
3 令幼虫	1524	生理死	357	23.43
		寄生	399	26.18
		不明	152	9.97
		合計	908	59.58
成虫 (越冬前)	616	生理死	116	18.83
		寄生	44	7.14
		不明	270	43.83
		合計	430	69.81
成虫 (産卵開始時)	186	—	—	—
定着から産卵開始まで (合計)			3773	95.30

\* 表には100を乗じて百分率で示した。



表6 - 5 ツノロウムシの定着から産卵開始までの生命表。1987年と1988年に実施した調査区での個体数調査の結果にもとづいて作成。

$x$	$l_x$	$dx^F$	$dx$	$dx / l_x (\%)$ *
発育段階	初期生存 個体数	死亡要因	死亡個体数	死亡率
(1987年)				
1 令幼虫 (定着後)	3426	生理死	533	15.56
		捕食	10	0.29
		不明	2639	77.03
		合計	3182	92.88
3 令幼虫	244	生理死	92	37.70
		寄生	64	26.23
		捕食	1	0.41
		不明	39	15.98
		合計	196	80.33
成虫 (越冬前)	48	生理死	16	33.33
		寄生	10	20.83
		不明	1	2.08
		合計	27	56.25
成虫 (産卵開始時)	21	—	—	—
定着から産卵開始まで (合計)			3405	99.39
(1988年)				
1 令幼虫 (定着後)	5574	生理死	1031	18.50
		捕食	41	0.74
		不明	4388	78.72
		合計	5460	97.95
3 令幼虫	114	生理死	29	25.44
		寄生	5	4.39
		不明	79	69.30
		合計	113	99.12
成虫 (越冬前)	1	生理死	1	100.00
		合計	1	100.00
成虫 (産卵開始時)	0	—	—	—
定着から産卵開始まで (合計)			5574	100.00

\* 表には100を乗じて百分率で示した。

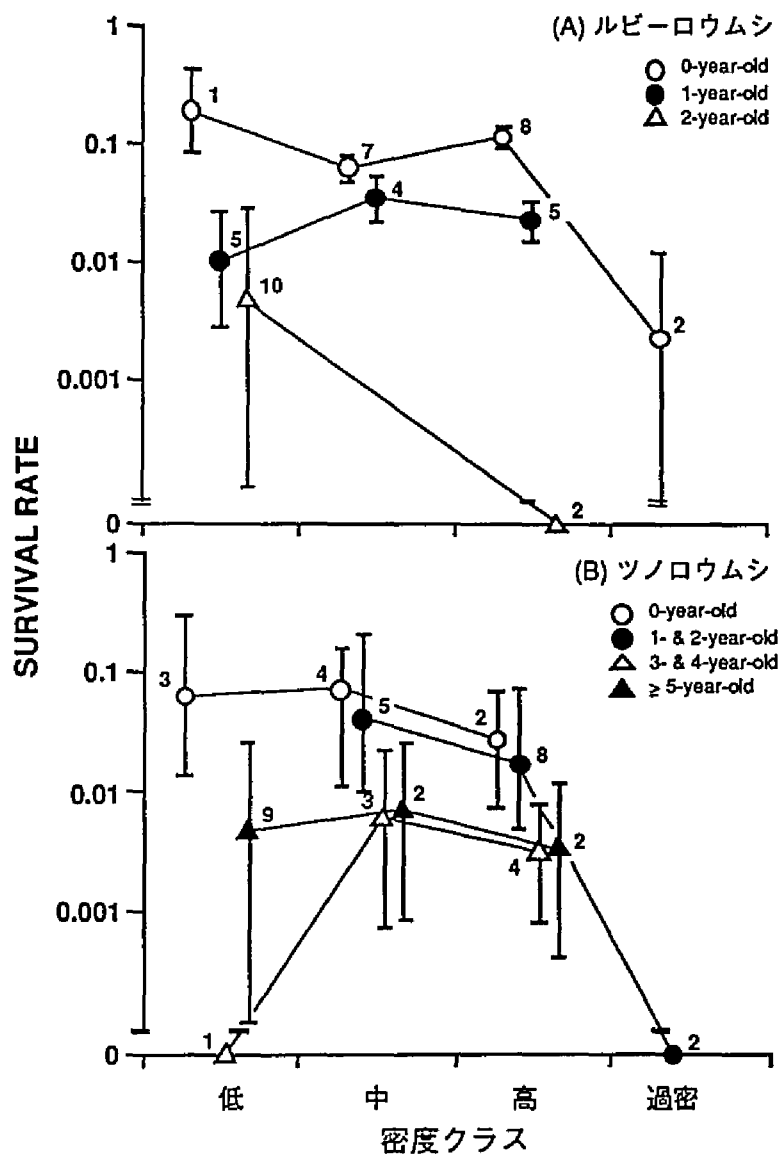


図6-6 定着から産卵開始までの生存率と、定着部位の枝の年令、定着時の個体密度の関係。プロットは平均生存率を表し、縦棒はその95%信頼限界を表す。1987年と1988年のデータを組みにした。

表 6 - 6 ルビーロウムシを寄生するルビーアカヤドリコバチと、ツノロウムシを寄生するツノロウアカヤドリコバチにおける寄主密度に対する寄生率の一次回帰式。調査区の寄主密度、寄生率を単位として、1987年、1988年のデータを込みにして計算した。

	回帰式	相関係数
ルビーアカヤドリコバチ第一世代	$y_1 = 0.00637 x_1 + 0.149$	$r^2 = 0.0149 *$
ルビーアカヤドリコバチ第二世代	$y_2 = 0.00194 x_2 + 0.00769$	$r^2 = 0.0102 *$
ツノロウアカヤドリコバチ第一世代	$y_1 = -0.01810 x_1 + 0.646$	$r^2 = 0.1760 *$
ツノロウアカヤドリコバチ第二世代 **	— **	

$x_1$ : 寄主の2令幼虫の密度の平方根変換値。  
 $y_1$ : アカヤドリコバチ第一世代の寄生率 (被寄生2令幼虫数/2令到達幼虫数) の逆正弦変換値 (ラジアン表示)。  
 $x_2$ : 寄主の越冬直前の成虫の密度の平方根変換値。  
 $y_2$ : アカヤドリコバチ第二世代の寄生率 (被寄生成虫数/越冬直前の成虫数) の逆正弦変換値 (ラジアン表示)。  
 $*$ : いずれの回帰式の直線の傾きも、傾き0との間に有意差が検出されなかった ( $P > 0.1$ )。  
 $**$ : ツノロウアカヤドリコバチによる第2世代の寄生は観察されなかった。

とも高かった（図6-6(B)）。密度クラスと梢の年令の効果を同時に扱った分散分析の結果、梢の年令の生存率にあたる効果は有意であった（ $F=7.72, P<0.001$ ）が、密度クラスと2要因の交互作用は有意ではなかった（それぞれ、 $F=2.10, P>0.12, F=0.48, P>0.78$ ）。1-2年梢では、中・高クラス間に生存率の有意差はなかった（ $s=0.029$ , 図6-6(B)）。また、過密クラスでは全個体が死亡した。0年梢では、低・中・高クラスの間で生存率はほぼ同じであり（ $s=0.054$ ）、3-4年梢でも中・高クラス間に生存率の差はなかった（ $s=0.0045$ ）。しかし、3-4年梢の低クラスでは生存率が0になった。5年以上の年令の調査区でも、密度クラス間の生存率の差はわずかであった（ $s=0.0054$ ）。

### （3）定着時の密度がルビーロウムシのその後の生存と産卵数に与える効果

ルビーロウムシにおいては、定着時の幼虫密度が「上限密度」の2倍を越えるまでは、定着幼虫1頭あたりの産卵数は密度の増加に対してほとんど変化しないが、「上限密度」の2倍を越えると急激に減少することが、定着時の密度を操作した野外飼育によってしめされた（図6-7）。過密区での定着幼虫1頭あたりの産卵数の減少は、

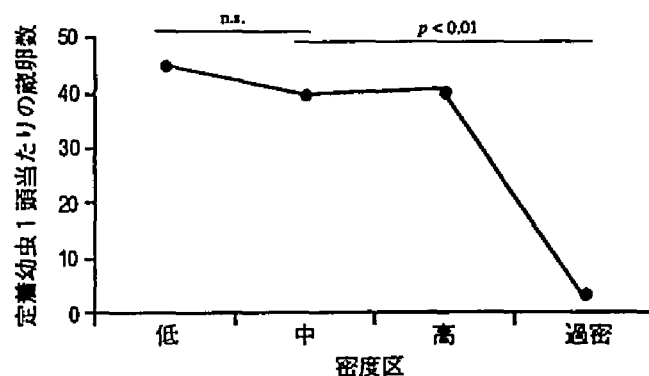


図6-7 定着時の幼虫密度の違いが定着した幼虫1頭あたりの産卵数に与える効果。密度を操作した2つの野外飼育の結果をあわせて表示した。中密度区の値は2つの飼育の平均値を示してある。産卵数について、中、高、過密の3つの密度の間には有意差が検出され（Friedmann検定,  $P<0.01$ ）、そのうち中と過密の間に99%水準で有意差が認められたが（Friedmann検定,  $q=4.0249, P<0.01$ ）、低密度と中密度の間には有意差が検出されなかった（Wilcoxon検定,  $T=51, P>0.05$ ）。

産卵開始までの生存率の減少（表6-7）と生存した成虫1頭当たりの蔵卵数の減少（表6-8）の両方に因るものであった。低密度から高密度の間には、産卵開始までの生存率と生存した成虫1頭当たりの蔵卵数のいずれについても、有意な差は検出されず（表6-7,8）、定着幼虫1頭当たりの蔵卵数についても有意差は検出されなかった（図6-7）。

表6-7 定着時の幼虫密度の違いが定着後の生存率にあたえる影響。密度操作を加えた2つの野外飼育の結果より、3令幼虫までに達するまでの死亡個体数と産卵開始まで生存した個体数の全反復の合計を示した。各反復内で、2つの値それぞれについて順位をつけて、Friedmann検定あるいは符号検定によって密度区間の有意差を検定した。その結果も合わせて表に示した。

	3令幼虫までの 総死亡個体数	産卵開始直前の 総生存個体数
<b>飼育A</b>		
過密区	426	8
高密度区	220	58
中密度区	176	62
Friedmann検定の統計量	8.400**	9.088**
<b>飼育B</b>		
中密度区	150	25
低密度区	155	32
符号検定の統計量	0.0714 <sup>ns</sup>	0.0714 <sup>ns</sup>

\*,  $P < 0.05$ , \*\*;  $P < 0.01$ , ns;  $P > 0.05$

表 6 - 8 定着幼虫の密度を操作した野外飼育において、産卵開始まで生存した個体の平均蔵卵数。飼育 A においては、密度区の間には平均蔵卵数について有意な差が検出された（ブロック配置による分散分析、 $F = 8.73$ ,  $P = 0.0003$ 、反復をブロックとした）。飼育 B においては、密度区の間には平均蔵卵数の有意差は検出されなかった（反復内で一方の区の生存個体が 0 となった反復が多かったので、全反復のデータを込みにして、 $t$  検定をおこなった;  $t = 0.5715$ ,  $df = 55$ ,  $P > 0.05$ ）。

飼育 A

実験（密度）区 の名称	生存した成虫 1 頭当たりの 平均蔵卵数	Duncan の多重 検定の結果	*
過密区	1 8 5 . 3 8	A	
高密度区	3 4 5 . 3 3	B	
中密度区	3 7 3 . 0 5	B	

\* 同じ文字は、94%水準で有意差が認められないことを示す。

飼育 B

中密度区	3 8 5 . 5 6
低密度区	3 4 0 . 8 1

#### 4. 考察

ウンシュウミカン株内の、年令の異なる枝における定着直後の個体数調査により、ルビーロウムシ、ツノロウムシのいずれの1令幼虫も、ウンシュウミカン株内の部位間の加齢状態（枝の年令）に対して顕著な選好性をしめすことが明らかになり、第3章でみた2種の株内の生息部位利用の違いは、1令幼虫による定着場所選択によるものであることがしめされた。そして、定着後の生存過程の追跡により、部位の加齢状態に対する定着場所選好性とその部位の好適性は一致することがわかった。たとえば、ルビーロウムシにとっては、1令幼虫が定着場所としてもっとも選好する0歳枝は生息・吸汁場所としてもっともすぐれており、定着場所としての選好度の低い年令の枝ほど生息・吸汁場所としての好適度が低かった。ツノロウムシでも同じ傾向をしめした（図6-6では0歳枝の好適度がもっとも高くなっているが、これは大部分が1歳枝との継ぎ目近くに定着した個体のものであり、このような個体を除くと、0歳枝における選好性、好適度とも低い値をしめすものと思われる）。

密度の影響はいずれの種においても、「上限密度」の約2倍を越えると強くはたらしはじめたが、それまではほとんど認められなかった。密度依存的な寄生率の上昇は認められず、また、同じ単位枝内での定着密度を操作した実験により、「上限密度」の約2倍以上での死亡率の顕著な増加は、以下にのべるように、吸汁に起因する寄主植物の質の変化によってもたらされていると推定される。

木本性植物を寄主とするいくつかのカイガラムシにおいて、自らの吸汁による植物組織の水分含量、窒素含量の減少が生存率の低下を引き起こしていることが知られている（McClure, 1980a; Wainhouse et al., 1988）。寄主植物の側が、植食性昆虫の食害に反応して、積極的に組織細胞を壊死させたり、防御物質を生産したりする誘導性防御反応をはたらかせて、植食性昆虫の食害の進行や増殖をさまたげていることが、カイガラムシを含むいくつかの寄主植物 - 植食性昆虫関係において知られている（Mattson et al., 1988; Karban & Myers, 1989）。栄養状態の変化、さまざまな防御反応の強度といった属性は、多くの木本性植物で知られているように、加齢状態の違いとも強く関連

している (Kennedy et al., 1950; Kennedy & Booth, 1951; Robbins, 1957; Seifert & Seifert, 1979; Washburn & Cornell, 1981; Hartnett & Bazzaz, 1984; Zagory & Libby, 1985; Price et al., 1987; Kearsley & Whitham, 1989; Aide & Zimmerman, 1990)。

このような事実をふまえ、死亡要因に占める捕食・寄生の割合が小さいこと、植物の加齢状態（枝の年令）によって定着場所の良し悪しが決まっていること、同種個体の密度によって定着場所が悪化していることを考慮すると、おそらく、水分含量、窒素含有量などの栄養条件の変化、カイガラムシの吸汁の状況や加齢とともに変化する吸汁を阻害する防御物質や物理的防御反応などが定着場所の質を直接決定する要因であると思われる。そして、植物組織の属性がそれぞれの生存・繁殖にとってもっとも適した状態にある部位に定着すべくそれぞれの種の定着場所選択が進化してきたと考えられ、その結果、ある加齢状態の部位（枝）が選好されているものと考えられる。本章と第3章、第4章の結果を比較すればわかるように、ルビーロウムシとツノロウムシがしめす枝の加齢状態に対する定着場所選好性は、他のカイガラムシの生息場所利用や天敵の作用様式によってはほとんど影響されていない。実際に植物組織のどのような属性がカイガラムシの生存・繁殖にとって重要であり、どのようなメカニズムでそれが変化するのかという点については、生化学的な手法などを用いて、今後解明する必要がある。

2種のカイガラムシは、植物組織の加齢状態に対応して定着選好性をしめしていたが、自種の個体密度の変化や好適度の異なる様々な加齢状態の枝の量に、カイガラムシの各個体はどのように対応しているのだろうか。図6-8に、ルビーロウムシにおける個体密度、枝の年令（加齢状態）と定着場所の好適度の関係を模式的に示した。あわせて、各個体が、2つの変数に正確に対応して、もっとも最適な定着場所を選んでいるという、理想自由分布状態 (Fretwell & Lucas, 1970) を仮定した場合に予測される定着過程もしめしてある（図6-8）。しかし、実際の定着過程は、図6-5、図6-6に示すように、その予測と一致しなかった。すなわち、加齢状態ではもっとも好適度のすぐれた0歳枝のなかに、まだ過密状態に達せず密度効果が現われていないものが多数残されているにも関わらず、好適度の悪い加齢状態の部位や過密状態に達して密



度効果が強くはたらいっている部位に定着している個体が多数見られた。その結果、好適な部位である0歳枝が十分利用されず、その資源量に対して、個体群全体としては低い密度レベルで、局所個体群の絶滅が起きていた。

こうした理想自由分布との不一致は「分散時間限定モデル」(Ward, 1987)によって説明が可能である。このモデルでWardは、定着後の場所変更が不可能で、かつ定着場所選択をおこなうための時間が限られている場合に、もっとも好適な部位を発見す

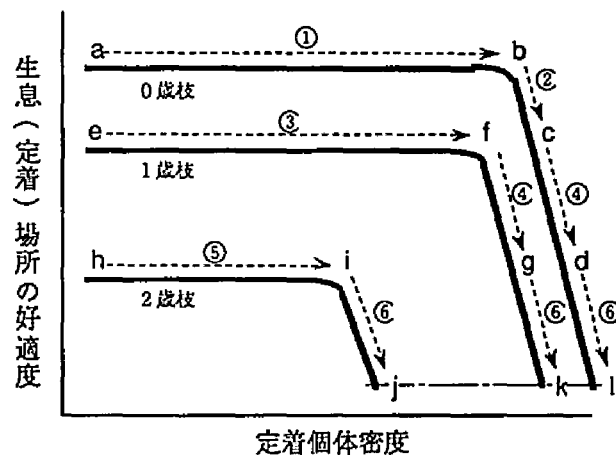


図6・8 理想自由分布を仮定した場合に予想されるルビーロウムの定着過程。図6・6、6・7の結果を基に密度、枝の年令と好適度の関係を3本の直線で模式的に表した。その関係にしたがい、時間の経過とともに各年令の枝での定着個体密度は番号の順に矢印に沿って推移する。最初に孵化してきた個体は、好適度の高い0歳枝を利用する(図中a)。密度が、ある閾値を越えるまでは密度効果があらわれないので、その後も定着個体はすべて0歳枝に定着する(①)。密度がb地点まで達すると密度効果がはたらきはじめるが、c地点までは0歳枝の好適度がもっとも高く、0歳枝への定着が続く(②)。c地点で0歳枝の好適度は未利用の1歳枝のものと等しくなり、1歳枝で密度効果がはたらきはじめるf地点までは、幼虫は1歳枝に定着する(③)。その後は0歳枝、1歳枝ともに密度効果がはたらくので、両方の枝の好適度が未利用の2歳枝の好適度と等しくなるまで、定着は同時に両方の年令の枝に起こる(c→dとf→g、④)。その後は、2歳枝も利用されるようになり(⑤)、i地点まで達した後さらに定着が続けば、3種の枝が同様に利用される(矢印⑥)。最終的にはいずれの年令の好適度も等しくなる(たとえばj,k,l)。

るまで定着せずに移動・探索を続けるよりも、一定時間が経過した後は、好適でない定着可能な部位に定着した方が有利であることをしめし、定着場所の選択モードを切り替える時間の最適値を決める要因について論じている。それによれば、総分散時間が短く、移動中の危険が大きいほど、選択モードを切り替える時間の最適値が短くなる。

本章でしめした観察・実験では1令幼虫が移動する際のコストは無視しているが、2種いずれのカイガラムシも、普通、定着場所選択をおこなえる時間は孵化後の数時間に限られており、この間に定着できない個体の死亡率は著しく高くなるという（大串, 1969）。また、移動中の死亡率は非常に高いことも知られている（大串・西野, 1975; 第4章, ヒメアカホシテントウが盛んに2種の孵化幼虫を好んで捕食した）。しかも、普通、孵化場所となる1歳枝が属する単位枝の内部には数本以上の0歳枝が伸張しているが、それら以外の0歳枝は、別の単位枝から伸張している場合が大半である。それらは、定着場所としてまったく適さない4歳以上の枝によって隔てられており、長距離を歩行しなければ孵化場所周辺以外の0歳枝にはたどり着けない（図6-9）。以上のような理由にくわえて、おもにきわめて緩慢な歩行によってしか2種の1令幼虫はウンシュウミカン株上を移動できないため、おもに孵化場所周辺の0歳枝に定着しており、時に過密状態の枝や別の年令の枝に定着することを余儀なくされていると考えられる。ルビーロウムシでは、「上限密度」以上での定着部位において、定着個体間に間置き（spaced-out）が認められた。これは、各個体が密度の効果を少しでも回避しようとする行動の現われであると考えられる。

以上のようなさまざまな制約下での生息場所選択のあり方が2種の空間分布における集中性を増しており、その結果、それぞれの種類にとっての好適な資源量に比べて低い個体群サイズの水準で局所的な個体群の増加の抑制や絶滅が生じていると考えられる。高密度な定着部位での間置き（spaced-out）傾向がツノロウムシで認められなかったことから、この種では、強力な密度依存的な生存率の低下が起きる水準まで個体の集中が生じやすく、その結果、個体群サイズの大きな年次変動（第2章）が見られるのかも知れない。

以上のように寄主植物個体内の異質性や植食性昆虫との相互作用によって生じる属性の変化が、植食性昆虫の個体群動態に強い影響をあたえていることが示唆された。



図6 - 9 ウンシュウミカンの樹型概念図。0歳枝（右上部に2例を点線で囲って示す）は数本が狭い範囲に集中してパッチ状に分布している（第1章4項、「単位枝」参照）。そのため、ルビーロウムシの1令幼虫が他のパッチ（単位枝）の0歳枝へ移動する場合は、一度、根元の方へ向かい、しばらく年令の高い枝の上を歩行した後、適当な分枝部で先端へ向かう必要がある。（森下純安氏によるスケッチ）

## 7 章 寄主植物を介した種間競争

### 1. 緒言

植食性昆虫では、捕食の影響が強く作用しているため、資源が不足する水準まで個体群が増加せず、種内・種間競争はほとんど生じないと考えられてきた (Hairston et al., 1960; Lawton & Strong, 1981; Strong et al., 1984)。仮に植食性昆虫種間で競争が起こるとしても、たとえば、侵入種が天敵不在のもとで分布を拡大する過程や、何らかの環境の一時的な変化によって植食性昆虫個体群が天敵の作用からエスケープ (escape, Voûte, 1946; Clark, 1964) して大発生を起こした場合など、一時的な状況に限られると考えられてきた (Lawton & Strong, 1981; Strong et al., 1984)。実際に、ほとんどの植食性昆虫個体群の密度は、普通、寄主植物資源の量に対して著しく低い水準に抑えられており、直接他個体を排除する干渉型の競争や、資源の奪い合い、枯渇にともなう種内・種間競争が野外において認められることはほとんどない (Lawton & Strong, 1981; Strong et al., 1984)。

しかし、見かけの資源 (寄主植物) 量が枯渇していない場合でも、寄主植物の栄養状態や防御反応レベルなどの属性に変異があり、ある植食性昆虫にとっては一部の寄主植物 (の個体、部位) しか利用できない可能性がある (Kareiva, 1982, 1986; Alstad & Edmunds, 1983; Coley et al., 1985; Schultz, 1992; Price, 1992、第 6 章参照)。植食性昆虫における種内・種間競争の重要性を考える場合、これまでは、寄主植物の異質性を問題にすることなく、寄主植物 (の個体、部位) 全体を利用可能な資源として考えていたため、見かけ上は資源の枯渇が生じていなくても、実際には植食性昆虫種内・種間で資源をめぐる強い競争が作用していたのを無視してきた可能性がある。植食性昆虫の食害に対して、寄主植物の側が何らかの防御反応を誘導した場合、たとえ、資源利用の上で複数種の植食性昆虫の間に時間的空間的なオーバーラップがなくても、寄主植物の質の変化を通してそれらの種の間に種間競争が起こりうるであろう (Janzen, 1973; Ryan & Green, 1974; Haukioja & Niemela, 1979; Rhoades, 1979, 1985; Carroll &

Hoffman, 1980; Wallner & Walton, 1981; Woodhead, 1981; Schultz & Baldwin, 1982; Schultz, 1988; Hunter, 1992、第6章参照)。

前章で、ルビーロウムシとツノロウムシの定着場所選択はそれぞれ他方の影響を受けることなく、それぞれの生存・繁殖にとってもっとも好適な部位である0歳枝と1・2歳枝を選好しており、その結果として寄主植物の異なる部位を主な生息場所としていることがしめされた。この2種は利用部位が異なっており、互いに資源をめぐる競争は生じていないように一見思えるが、しかし、ルビーロウムシが利用する0歳枝は、その1年後以降、ツノロウムシがおもに利用する1・2歳枝となる。前章では、ルビーロウムシの密度がある閾値を越えると密度依存的な生存率の低下が急激にはたらくことがしめされており、この原因が植物組織の栄養条件もしくは防御反応レベルなどの属性の変化にあることが示唆された。ルビーロウムシの食害によるこうした変化は、おそらく、翌年以降に同じ場所を利用するツノロウムシにも大きな影響をあたえるに違いない。もしそうならば、ルビーロウムシ個体群の存在によりツノロウムシの個体群成長が制限されていることが予測される。第3章(2)項での2種間の種間平均こみあい度の解析からは、ルビーロウムシとツノロウムシは排他的に分布していることがしめされており、さらに2章では、ツノロウムシ密度の個体群の長期的な減少傾向が認められる反面、ルビーロウムシ個体群が増加傾向にあることがしめされた。これらの事実は、この予測を裏付ける。本章では、まず、ルビーロウムシとツノロウムシの間の寄主植物を介した種間相互作用について解析する。

前述のとおり、大発生している植食性昆虫は、寄主植物への食害を通じて、密度の低い種に負の影響をあたえる可能性がしめされている(Churchill et al., 1964; Strong et al., 1984; Hunter, 1992)が、実際の植食性昆虫において大発生している種が、具体的にどのような影響を与えているかを明らかにした研究は数少ない。

ヤノネカイガラムシは、侵入種であるということもあり、導入天敵を放飼するまでは有効な天敵がおらず、しばしば局所個体群の大発生が見られ、落葉や一部の枝の枯死等を引き起こし、時には株全体を枯死させた(第1章、第2章)。このようにヤノネカイガラムシは植物組織に深刻な被害を与えることが知られており(大串, 1969;

Inoue & Ohgushi, 1976)、その影響が他のカイガラムシにも及ぶことは当然考えられる。移動することによって植物組織の悪化を回避できない固着性カイガラムシはその効果を特に強く受けられると思われる。本章では、ヤノネカイガラムシが寄主植物を通してルビーロウムシに与える影響についても解析する。

## 2. 方法

### 定点観測

ウンシュウミカンのある株上でのツノロウムシとルビーロウムシの生息密度の優占順位の変化を明らかにするために、ツノロウムシとルビーロウムシの生息密度がそれぞれ高い株において、4～6年間にわたって年1回、産卵開始直前の時期(6月上旬)に、2種の個体数を調査した。調査対象とした株は、調査地においてランダムにおこなっている野外観察により、ツノロウムシの生息密度が顕著に高かったものを随時選んだ。こうして、1986年より3株、87年より1株、88年より3株を選んだ。また、ルビーロウムシの生息密度が著しく高かった2株を1988年より調査対象として追加した。調査に際しては、外見から明らかに死亡と判定できない個体はすべて生存個体とみなして、幹を単位として生存個体の全数を計数した。

### グレイドの推移確率の検定

ツノロウムシとルビーロウムシが同じ株に高密度で共存した場合にツノロウムシからルビーロウムシへの置換が実際に野外で生じているのかどうかを明らかにするために、第2章でおこなったグレイド調査の結果を用いて、両種がともに高密度に発生した株(両種のグレイドが共にグレイド2以上のもの)とそうでない株との間で、翌年以降の2種のグレイドの変化様式に違いがあるかどうかを調べた。1980年以降のグレイド調査のデータを全部込みにして、両種のグレイドが共に2以上になった場合に、翌年以降の2種それぞれのグレイドが、2以上か2未満になるかで4つの場合分けをおこない(2x2の分割表ができる)、それぞれの範疇に入るデータの頻度を集計した。この際、ヤノネカイガラムシの影響を排除するために、ヤノネカイガラムシのグ

レイドが3以上になった株は解析の対象から除いた。これとは別に、1980年以降のグレイド調査のデータから、それぞれの種についてのグレイドのみが2以上になった株の翌年以降のグレイドの推移を集計し、翌年以降グレイドが2以上(あるいは2未満)になる推移確率を求めた(表7-1)。この推移確率を、互いに高密度な状態で他種と共存していない場合に期待されるグレイドの推移確率と考え、この値をもとに、共存の影響を受けない場合の、先に求めた2x2の分割表で表される4つの範疇の期待頻度を算出した。観測頻度とこの期待頻度の差を $\chi^2$ 法をもちいて検定した。

### 野外飼育

ルビーロウムシとツノロウムシの間の種間競争の有無を明らかにするため、それぞれの種の定着幼虫の密度を操作して、2通り(実験A, B)の野外飼育をおこなった。また、ヤノネカイガラムシとルビーロウムシの間の種間競争の実態を明らかにするため、さらに別の野外飼育(実験C)をおこなった。

### 実験A

ルビーロウムシの0歳枝での存在が、翌年、同じ部位を利用するツノロウムシの生存・繁殖に与える影響をあきらかにするために、前年にルビーロウムシを高密度に定着させた1歳枝(重複利用区)とまったくルビーロウムシを定着させなかった1歳枝(対照区)それぞれにおけるツノロウムシの生存過程と平均産卵数を野外飼育によって調べて比較した。

寄主植物の株間の差の効果を除くために、同一株上の隣接した位置にある、サイズのほぼ等しい0歳枝を2本、適宜選び出し、その一方に重複利用区を、他方に対照区を設けた。そして、処理の対(反復)を異なる株に計20組(株)設けた。実験にもちいた0歳枝は、長さ15cm以上25cm未満、中間点の短径が3.2~3.6mmのものとした。他の食植性昆虫による食害の顕著なものは実験に用いなかった。

重複利用区とする1歳枝には、前年、0歳枝の段階で、卵嚢を形成したルビーロウムシ雌成虫3個体を7月中旬に移して幼虫を定着させた。この重複利用区のルビーロウムシの定着幼虫が過密状態にならないように、8月上旬に適当に定着個体を間引き

て表面積100mm<sup>2</sup>あたり9.2～10.8頭の2令幼虫を各処理区に残した。この時まで、重複利用区以外の部位に定着したルビーロウムシの幼虫はすべて除去した。その後は、2週間から1ヶ月間隔でそれぞれの処理区を点検し、他のカイガラムシ類や食植性昆虫を発見次第除去するようにして、それらによる食害を防いだ。重複利用区のルビーロウムシは間引き後、そのまま自然条件下で飼育し、翌年の6月中旬にすべての個体を、生死を確認した上で除去した。他の食植性昆虫によって一方が著しく食害された処理の対は実験にもちいなかった。

以上のようにして異なる前処理を施した2つの枝に、ツノロウムシの幼虫を100個体ずつ定着させた。ツノロウムシは、調査地の別の株に発生していた成熟雌成虫5～10個体を、2つの枝が分岐する部分に6月中旬に移すことによって、目的とする枝に定着させた。余分な個体はすべて7月中旬までに取り除いた。定着させた各100個体の生存・成育状況を、繁殖が始まる翌年の6月中旬まで約1ヶ月の間隔で調査し、最後に残存している全個体を持ち帰って室内で蔵卵数を調べた。

以上の実験を1988年7月～90年7月（反復10組）と1989年7月～91年7月（反復10組）の2つの期間におこなった。1反復内で両方の処理区ともにツノロウムシが繁殖まで生存しなかった場合を除いて、残りの9反復の処理区間で繁殖開始まで生存したツノロウムシの個体数を対比較して、Wilcoxonの順位検定により処理区間の生存率の有意差を検定した。また、両処理間の蔵卵数を計測して、平均値を比較した。

#### 実験B

0歳枝でのルビーロウムシの存在が、その0歳枝の基部に接して位置する1歳または2歳枝（ウンシュウミカンでは枝の伸長は隔年行われることも多い、第1章参照）を生息場所として利用しているツノロウムシの生存・繁殖に与える影響をあきらかにするために、0歳枝のルビーロウムシ密度を2通り（高密度（共存区）と密度ゼロ（対照区））に操作して、その0歳枝の基部で接する1・2歳枝でのツノロウムシの生存、繁殖率を野外飼育によって調べた。

実験A同様、寄主植物の株の違いによる影響を除去するため、同一株上の隣接した位置にある15～20cmの長さの1歳または2歳枝を2本選び、その一方を共存区、他方



を対照区とした。その処理の対の反復6組（株）を異なる株に設けた。1つの反復内の2本の枝は、年齢を1歳か2歳のいずれかに統一し、そこから展開する0歳枝を含めたサイズがほぼ等しくなるように選んだ。

1989年の6月中旬から7月上旬にかけて、孵化時期の早いツノロウムシ幼虫をまず1・2歳枝に定着させて、飼育実験に用いる100個体以外の全個体を除去した後、共存区の0歳枝だけにルビーロウムシの幼虫を定着させた。それぞれの種の幼虫の導入方法は実験Aと同様に行った。共存区のルビーロウムシの密度は、実験Aでの表面積100mm<sup>2</sup>あたり9.2～10.8頭の範囲におさまるようにした。

翌年（1990年）の6月中旬から7月上旬にかけてそれぞれの処理区のツノロウムシの生存個体と産卵数を計測した。6組の反復中、3組において、両方の処理区のツノロウムシの全個体が繁殖に到達するまでに死亡したため、有意差検定はおこなわず、残りの3組の値を合計して比較した。

また、飼育開始時に各共存区の中からルビーロウムシ100個体をランダムに選んで標識を施し、翌年（1990年）の7月中旬、ツノロウムシを除去した後に生死を確かめて生存率を調べた。

### 実験C

1989年7月7日に、ヤノネカイガラムシがグレイド3程度に発生している株を、調査地に隣接する実験果樹園からランダムに3株選び出し、各株上にルビーロウムシとヤノネカイガラムシの飼育をおこなうための単位枝を1本適当に選び、これを共存区となづけた。また、ルビーロウムシだけを飼育するための0歳枝を、共存区と樹冠内の正反対の位置から適当に1本選び対照区とした。7月29日までに、共存区以外の部位からすべてのカイガラムシを除去するとともに、共存区と対照区にそれぞれルビーロウムシの雌成虫を数頭移植して、それぞれの区にルビーロウムシの幼虫を定着させた。共存区には、定着させたルビーロウムシの幼虫の他、ヤノネカイガラムシの雌成虫を残し、それ以外のカイガラムシは除去した。

7月29日に、各共存区内から適当に選んだ1本の0歳枝と対照区のそれぞれにルビーロウムシの2令幼虫100個体を残し、他のルビーロウムシ個体は除去した。同時に、

共存区内のヤノネカイガラムシの雌成虫個体数を葉の枚数とともに計測した。この時、3株それぞれの共存区内のヤノネカイガラムシの個体数（葉当たり密度）は165(2.80)頭、377(3.81)頭、401(4.41)頭であった。それぞれの0歳枝でのルビーロウムシ2令幼虫の密度は枝の表面積100mm<sup>2</sup>あたり5.5頭～10.0頭であった。以後、人為的な操作を加えずに自然条件下で、共存区の100頭のルビーロウムシとヤノネカイガラムシ雌成虫、対照区の100頭のルビーロウムシを飼育した。

2つの実験区における、明らかに死亡が確認できる個体を除いた、ルビーロウムシの個体数とヤノネカイガラムシの雌成虫個体数を11月3日、（1990年）2月8日、5月24日、7月28日に調べて記録した。また、この個体数調査に並行して、共存区に隣接する1本の単位枝におけるヤノネカイガラムシ雌成虫個体数を、11月21日、（1990年）2月16日、5月24日、7月28日におこなった。90年の7月28日には、ルビーロウムシを定着させた（89年時点の）0歳枝とそこから伸張する新しい（90年の）0歳枝に定着したルビーロウムシ新世代の定着幼虫数を調べた。

### 3. 結果

#### （1）寄主植物の株を単位としたツノロウムシからルビーロウムシへの置換

調査対象としたいずれの株においても、ツノロウムシの個体数は年次の経過とともに急激に減少した（図7-1）。逆にルビーロウムシは、ツノロウムシと置きかわるかたちで、個体数を増加させた。実験開始時にルビーロウムシが優勢であった2株においても、ルビーロウムシの幹ごとの個体数は高い値をしめし続けており、株全体としても個体数の顕著な減少は認められなかった。すべての株において、同じ幹の上で2種の個体数がともに高い値をしめすことはほとんどなく、たとえ2種の個体数が同一幹上で同時に高い値をしめしても、わずかな例外を除いて、翌年にはルビーロウムシの個体数のみが増加して、逆にツノロウムシの個体数は急激に減少した。

#### （2）調査地全体を単位としたツノロウムシからルビーロウムシへの置換傾向

ツノロウムシとルビーロウムシが共に高密度に発生した場合の、1年後の両種の密

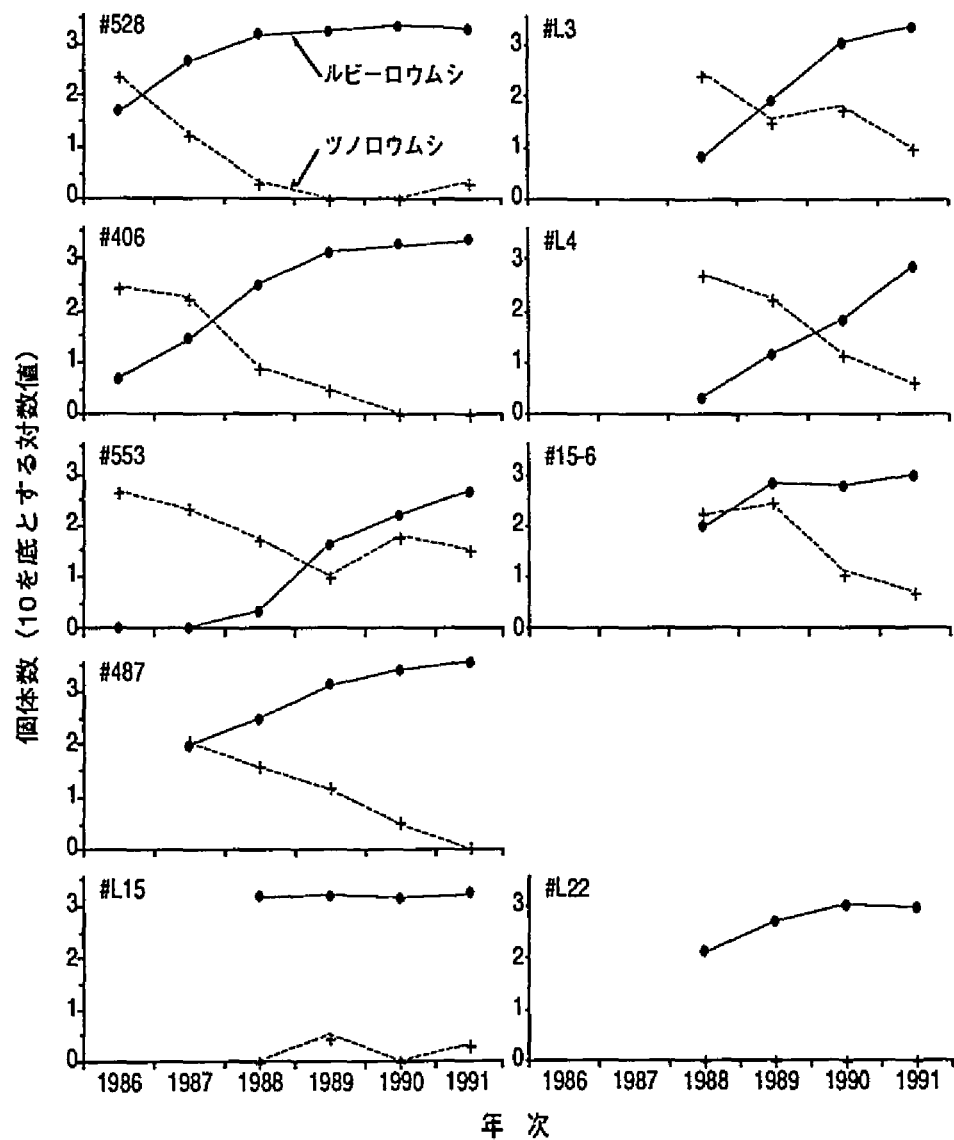


図7-1 ツノロウムシからルビーロウムシへの1株上での置換。ツノロウムシの密度の高かった7本の株（上側7つのグラフ）とルビーロウムシの密度の高かった2株における、2種の雌成虫個体数の経年変化を示す。個体数は対数で示してある（個体数0を表現するため対数変換に先立ち1を加えた）。

表7 - 1 ルビーロウムシとツノロウムシが共にグレード2以上になった株における1年後の2種のグレードの変化。それぞれの種についてグレード2以上になった場合とグレード2未満になった場合にクラス分けして、12年間に観察された株の頻度を2×2の分割表に示した。期待頻度は、一方の種のみがグレード2以上になった株におけるそれぞれの種のグレードの推移確率から計算した。 $\chi^2$  検定値の合計は15.1887となり観測頻度は期待頻度と有意に異なっていた ( $p < 0.01$ )。

観測頻度		
	ルビーロウムシのグレード	
	2 以上	2 未満
ツノロウムシのグレード		
2 以上	26	12
2 未満	46	25

期待頻度		
	ルビーロウムシのグレード	
	2 以上	2 未満
ツノロウムシのグレード		
2 以上	33.731	23.149
2 未満	30.908	21.212

$\chi^2$ 値		
	ルビーロウムシのグレード	
	2 以上	2 未満
ツノロウムシのグレード		
2 以上	1.7720	5.3694
2 未満	7.3687	0.6766

度の推移を、調査地の12年間のグレイド調査の結果をこみにして集計した。2種のグレイドが共に2以上をしめた株を2種が高密度に発生している状態として、そうした株の1年後のグレイドの変化を4つの場合に分けた（表7-1）。ルビーロウムシのグレイドが2以上のままでツノロウムシのグレイドが1以下になる株が期待値よりもかなり多く、また逆にツノロウムシのグレイドが2以上のままでルビーロウムシのグレイドが1以下になる株が期待値よりもかなり少なく、実際の観測値は期待値と有意に異なっていた（表7-1、 $\chi^2=15.19, P<0.01$ ）。

同様にして、両種のグレイドがともに2以上になった株における2年後のグレイドの変化についても解析したが、推移確率から同様にして求めた期待値との間に有意差は認められなかった（ $\chi^2=3.798, P>0.2$ ）。また、両種のグレイドがともに3以上になった株はきわめて数が少なく（12年間で13本）、ルビーロウムシのグレイドのみが翌年も3を保った株の頻度がわずかに高かったものの、明瞭な傾向を見ることはできなかった。

（3）前年のルビーロウムシの生息場所利用が翌年のツノロウムシの生存・繁殖に及ぼす影響  
野外飼育（実験A）の結果、多数のルビーロウムシ個体が前年に定着、吸汁に利用した後の1歳枝を定着場所として利用する重複利用区のツノロウムシは、ルビーロウムシの定着場所としての利用がなかった1歳枝を定着場所として利用する対照区のツ

表7-2 前年のルビーロウムシの生息がツノロウムシの生存に及ぼす影響。実験A（本文参照）の各処理区における産卵まで生存した個体の数を示した。2つの処理区ともに全個体が死亡した11組の反復は結果の解析より除去した。生存個体数は処理間で有意に異なっていた（Wilcoxon検定、 $T=3.5, P<0.05$ ）。

处理	反復 (番号)										平均
	1	4	6	7	12	14	15	16	17		
重複利用区	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0.556	
对照区	3	2	4	9	3	0	5	3	2	3.444	

ノロウムシに比べて有意に生存率が低かった（Wilcoxon符号付順位検定,  $T = 3.5$ ,  $P < 0.05$ 、表7-2）。1産卵雌成虫あたりの平均蔵卵数は、対照区でやや値が高かったが、処理間で有意な差を検出できなかった（表7-3、 $t = 0.5852$ ,  $P > 0.1$ ）。重複利用区では、3令幼虫までに何らかの原因で発育を停止する個体が多数を占め（全死亡個体の

表7-3 実験A（本文参照）で産卵を開始した雌成虫の蔵卵数。飼育終了時（反復1～7は90年7月6日、残りは91年7月10日）における産卵まで生存した各個体の蔵卵数を示した。対照区についてはすべての生存個体の蔵卵数は計測できなかった。括弧内の数字は表7-2に示した処理区の反復番号を表す。

処 理	生存した成虫1頭 あたりの蔵卵数		
重複利用区	914(1) 950(14)	533(1) 1307(16)	1545(14) 1057.0
対照区	1203(1) 1180(4) 970(7) 880(15) 1640(16)	1406(1) 1050(6) 1520(7) 711(16) 1840(17)	944(4) 2270(6) 1740(15) 987(16) 2010(17) 1360.3

注) それぞれの処理のデータをこみにしてt検定をおこなったところ、処理間に平均蔵卵数の有意差は検出できなかった（ $t = 0.5852$ ,  $P > 0.1$ ）。

82.25%、全反復のデータを込みにして算出）、寄生蜂による死亡は全死亡個体の7.27%であった。一方、対照区においては、3令幼虫期までに何らかの原因で発育を停止して死亡した個体は全死亡個体の64.00%（同じ方法で算出）を占めるにとどまったが、寄生蜂による死亡は13.31%にのぼった。

実験Bでは、処理の間で明瞭な傾向がみられず、また、半数の反復において、両方の処理とも、定着させたツノロウムシの全個体が死亡してしまったため、0歳枝に生息するルビーロウムシがその基部の1歳（または2歳）枝に生息するツノロウムシの

表7-4 1・2歳枝に定着するツノロウムシの生存率と蔵卵数に与える、隣接する0歳枝に生息するルビーロウムシの影響。実験B（本文参照）の結果にもとづき、産卵開始まで生存した個体数（大文字）と、各生存個体の蔵卵数（小文字）を示す。2つの処理区ともに全個体が死亡した3反復は分析から除外した。

処 理	反 復						生存1個体当たり 平均蔵卵数
	1		2		3		
共存区	2	1627 1888	4	1254 1287 561 1701	2	1143 1551	1533.0
対照区	5	2207 1433 1765 877 1646	1	1270	0		1352.6

生存・繁殖に与える影響を厳密に評価することはできなかった（表7-4）。統計的に有意な差を検出することはできなかったが、平均値で比較すると、生存率は対照区よりも共存区においてが高く、平均蔵卵数は対照区の方が高かった。蔵卵数より定着幼虫1頭あたりの平均蔵卵数を算出すると、対照区では15.33個、共存区では18.53個となった。

### （3）ヤノネカイガラムシとルビーロウムシの種間競争

実験Cにおいて、ヤノネカイガラムシとルビーロウムシを共存させた単位枝（共存区）はすべて翌年の5月24日までに枯れ、そこに定着していた2種の全個体は死亡した（図7-2）。対照区に定着させたルビーロウムシは3反復合計で27頭が産卵まで生存した。これらの雌成虫から孵化した次世代の幼虫のうち、前年の0歳枝（その年の1歳枝）とそこから伸張した0歳枝に定着した個体は、3反復合計で6872頭にのぼっ

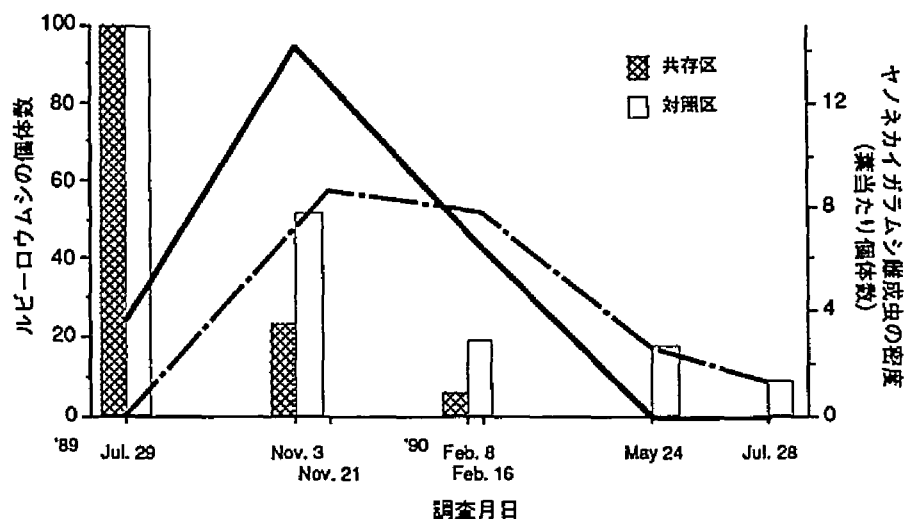


図7・2 ヤノネカイガラムシとルビーロウムシ種間競争。棒グラフは、2種を共存させた場合（共存区）と単独で生息させた場合（対照区）の、定着から産卵までのルビーロウムシ生存個体数の変化を示す。折れ線グラフはヤノネカイガラムシ雌成虫の密度変化を示し、実線は共存区内の、破線は共存区に隣接する1本の単位枝内での密度を表す。実験Cの結果にもとづいて作成した（詳しくは本文参照）。1990年5月24日までに共存区とした単位枝はすべて枯れた。

た。共存区に隣接する単位枝でのヤノネカイガラムシ雌成虫密度は、飼育開始から115日後の11月21日には葉当たり8.67頭に達した。越冬中の死亡と導入したコバチ類の寄生（第1章、第4章参照）によって、翌年の7月28日には葉当たり1.24頭まで減少した。

#### 4. 考察

##### ルビーロウムシとツノロウムシの種間競争

野外飼育により、ルビーロウムシが0歳枝を定着場所として利用することにより、翌年あるいは2年後1・2歳枝となった同じ部位を定着場所として利用するツノロウムシの生存と成長が阻害されていることが明らかになった。

ルビーロウムシとツノロウムシの生息場所は、それぞれ0歳枝、1・2歳枝と異なった空間（利用部位）を利用しており、2種がある植物組織1ヶ所を同時に利用することはなかった。しかし、ある茎（枝）の部位を見た場合、まず（枝が0歳の時に）



ルビーロウムシが利用してから、（翌年以降枝が1・2歳の時に）ツノロウムシが利用するというように、利用時期は時間的に異なっていたが、植物組織そのものは同じものを利用していた。これらのことを考えると、ルビーロウムシによって被害を受けた植物組織が変性することによって、翌年度以降に同じ組織を利用するツノロウムシが被害を受けると考えることができる。

McClure(1980a, b)は、マルカイガラムシ科のツガコノハカイガラムシ *Fiorinia externa* FERRIS の吸汁が寄主植物であるツガの一種の葉の組織の水分含量、窒素含量などの栄養状態を低下させ、同じ組織を利用する孵化時期の遅い別のマルカイガラムシであるツガマルカイガラムシ *Tsugaspidotus tsugae* (MARLATT) の生存率を減少させていることをしめした。この場合、それぞれの種が単独で生息する場合には2種の間には明瞭な定着場所の相違が見られないが、本研究でしめしたルビーロウムシとツノロウムシの場合では、それぞれが定着場所として利用する部位がかなり異なっていた。すなわち、一方が植物組織に与えた影響は1年以上という長い時間残存して他方の生存に影響を与えていた。植食性昆虫の種間相互作用を解析するうえにおいては、一件相互作用が考えられないような種間の、ここでしめしたような一方の種による被害の効果が寄主植物を介して長い時間に及んで他方に影響をおよぼす可能性を考慮しなくてはならないことが示唆された。

今後、ルビーロウムシの被害により植物組織のどのような属性、組成の変化が生じており、そのうちのどれがツノロウムシの生存率低下に効果があるのかを明らかにする必要がある。これまでに、栄養条件の低下（McClure, 1980）の他、フェノール系物質などの構造的防御物質の増加、タンパク質分解酵素などの誘導防御物質の増加などが植食性昆虫の被害によって生じているのが確認されており、それらが植食性昆虫の生存に負の効果をもたらすことが知られている（Ehlich & Raven, 1964; Feeny, 1975; Mattson et al., 1988; Bryant, 1989; Karban & Myers, 1989; Lindroth, 1991）。

Janzen(1973)は、同化物質や土壌から取り込んだ物質などの転流などによって植物1個体ないの各部位は不可分のものと考え、異なる部位を利用する植食者間に競争が生ずる可能性を示唆した。しかし、ルビーロウムシとツノロウムシにおいては、0歳

枝に定着しているルビーロウムシからそれに隣接する1・2歳枝に同じ時に定着しているツノロウムシに対する影響はほとんど認められず、2種間には植物の同化物質をめぐる競争はほとんど起きていないと考えられた。

ツノロウムシからルビーロウムシへの影響は、その逆向きのものに比べてわずかなものであると推定された。2種のいずれが高密度に発生した場合でも、その部位や単位枝から翌年新たに伸張する0歳枝のシュートの長さ・数に大きな変化は認められない。したがって、2種が狭い空間（たとえば1つの単位枝）内に共存した場合でも、ルビーロウムシは絶えず「新鮮な」組織を定着・吸汁場所を利用することができるだろう。それに対し、ツノロウムシは絶えずルビーロウムシの食害をうけて「劣化した」組織を利用しなければならない。このようにルビーロウムシとツノロウムシの間には、非対称な種間競争が作用していると考えられる。

人為的な操作を加えた条件での野外飼育から示唆された、以上のような非対称な2種の種間競争は、後者の個体群動態を強く規定していることが確かめられた。2種が高密度な状態で発生していた株は数年間の間にルビーロウムシのみが優勢となり、ツノロウムシの密度は急激に減少していた。当初2種が共存している場合でも、隣接して密度の高い場合は少なく同じ単位枝で2種の密度が高くなっている場合はさらに稀であった。グレイド調査の結果からも、2種が高密度な状態を保ったまま共存し続けることは少なく、多くはルビーロウムシのみが優勢になっていったことがしめされた。

おそらく、ルビーロウムシとツノロウムシの間の、寄主植物を介した非対称な種間競争により、寄主植物の株を単位とする分布の排他性が生じる（第3章）とともに、長期間にわたる前者の密度の上昇と後者の密度の減少に伴う群集内での優占度の入れ替わり（第2章）がもたらされたと考えられる。

#### ヤノネカイガラムシとルビーロウムシの種間競争

ヤノネカイガラムシとルビーロウムシを共存させた野外飼育をおこなった時期は、ヤノネカイガラムシが大発生している時期（第2章）であり、その密度も大発生のピーク時に近い状態であった。こうした条件のなか、飼育中に2種を共存させたすべて

の枝が枯れてしまい、そこに定着していた2種の個体はすべて死滅した。しかし、ヤノネカイガラムシは年に2～3世代を繰り返すため、枯れた枝から周囲へと分散することにより、個体群全体の消滅は免れていた。実験の後半（1990年）以降もヤノネカイガラムシの密度は減少している（図7-2）が、これは導入天敵の効果（第4章）によるものと思われ、その効果がなければヤノネカイガラムシ個体群はルビーロウムシの存在の影響をうけることなく増加していたと考えられる。一方、年1世代で固着性のルビーロウムシは局所的な個体群の絶滅を回避することはできなかった。このようにルビーロウムシとヤノネカイガラムシの間にも非対称な関係があり、ルビーロウムシ個体群成長は、ヤノネカイガラムシの大発生によって強く抑制をうけていた。

ヤノネカイガラムシは1987年から89年の夏にかけて、いわば大発生といえる状態にあり、ヤノネカイガラムシの吸汁によってウンシュウミカンに落葉、枝の枯死、ときには株全体の枯死といった被害がもたらされていた（第2章）。当然このとき寄主植物の状態は大きく変化していたはずであり、ルビーロウムシ以外のカイガラムシの個体群成長もある程度抑制されていたと考えられる。特に、ルビーロウムシ同様年1世代で固着性のツノロウムシの個体群はヤノネカイガラムシの吸汁による影響を強く受けていたことが推察されるが、この点に関しては、他のカイガラムシへの影響とともに、さらに今後解明する必要がある。

## 8 章 総合考察

植食性昆虫に対しては捕食が強く作用して密度が低く抑えられており、資源の枯渇やそれにとまなう種内・種間競争が起こることは稀であることから、従来、植食性昆虫の個体群動態、群集構造の決定には、捕食・寄生がもっとも重要な役割を果たしていると考えられることが多かった（Hariston et al, 1960; Lawton & Strong, 1980; Strong et al., 1984）。

本研究で扱ったウンシュウミカンを寄主植物とする7種のカイガラムシ群集においても、各構成種の密度レベル、個体数順位の相違は、それぞれにかかる捕食・寄生作用の強さの相違と強く関連していた。すなわち、12年間にわたり一貫して個体数順位の低かった4種の移動性カイガラムシには広食性天敵の捕食が選択的にはたらくとともに、そのうちの3種に特異的な天敵がそれらの個体群成長を強く抑制していたが、密度の高い残り3種の固着性カイガラムシにおいては、広食性捕食者による死亡はかなり低く、また、それらの個体群成長を制御する寄主特異的な天敵も存在していなかった（図8-1）。

中国からの侵入害虫であるヤノネカイガラムシは、本種に対する有効な天敵が存在していないということもあり、個体群成長を抑制するような捕食作用を受けなかったため、長期間にわたってもっとも個体数の順位で示される優占度が高かった。本種の大発生を防ぐためのマシン油乳剤の散布を1986年以降停止してから1988年にかけて、ヤノネカイガラムシ個体群は指数的に増加していくつかの株を枯死に追い込んだことから、本種の個体群制御において捕食・寄生がほとんど作用していなかったと推定される。調査地においてもっとも個体数の多い広食性捕食者であったヒメアカホシテントウは、ヤノネカイガラムシの大発生時に、ヤノネカイガラムシを好んで捕食したが、その個体群を制御する要因とはならなかった。導入した2種のコバチの密度が上昇して寄生率が増加するにともなって、急激に密度が減少し、個体数順位が低下した。1989年以降、このコバチ2種合計の寄生率はほぼ常に70%を越えており、このうちの

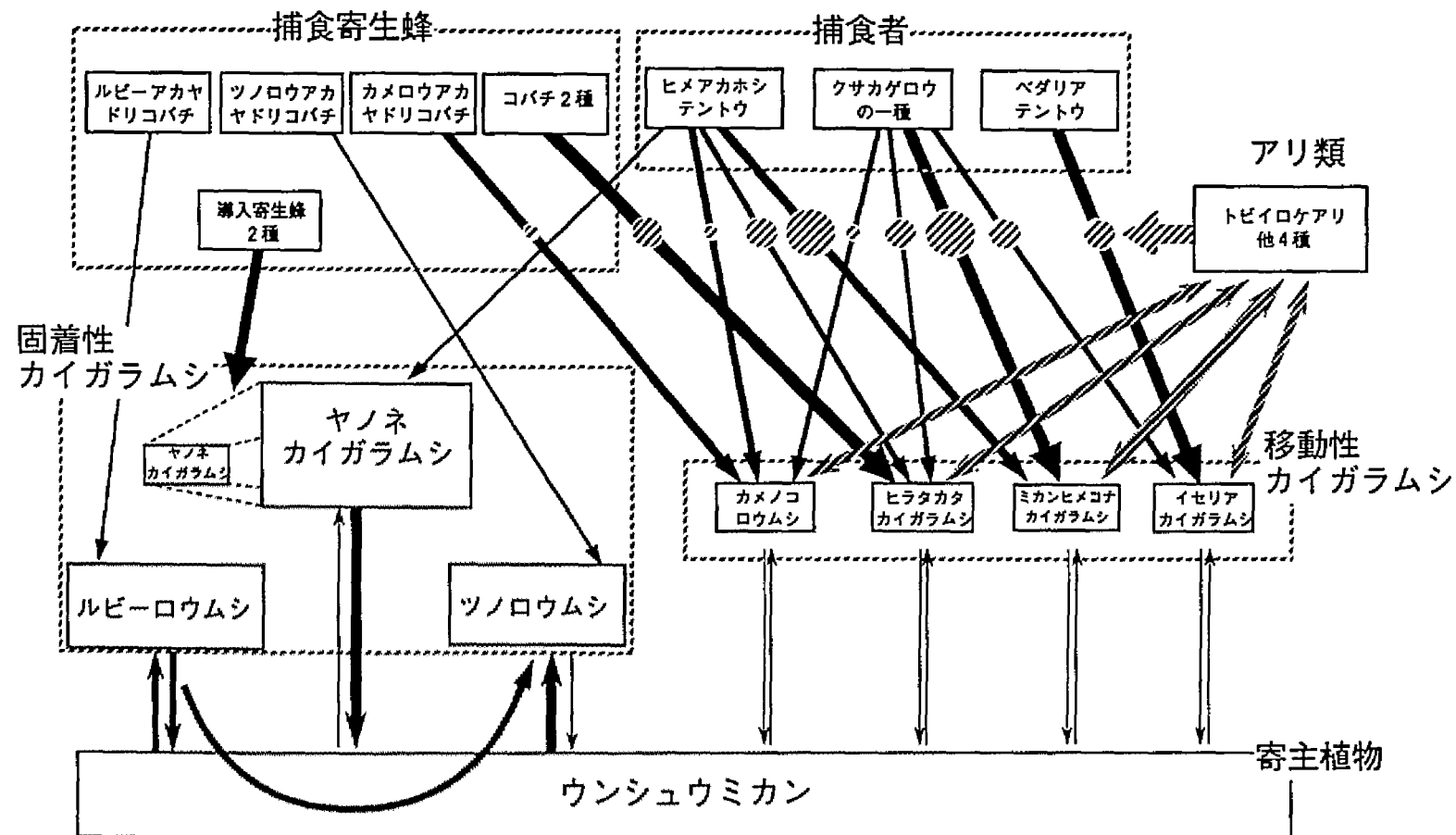


図8-1 ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ類をめぐる生物種間の相互関係。捕食、寄生関係にもとづいて作成したが、矢印の向きは物質の流れを示しておらず、また、アリとカイガラムシの共生的関係の効果（破線）を加えてある。矢印の向きと直線の太さ（アリ類から左へ伸びる線の先の円の大きさ）はそれぞれの種の個体群、種間関係にあたえる作用とその相対的な大きさ（重要度）の概要を示す。

1種、ヤノネキイロコバチはヤノネカイガラムシの密度に依存して寄生率を増加させていたことから、これらの寄生蜂がヤノネカイガラムシの個体群成長を強く抑制しており、密度を低い水準におし下げたと考えられる（図8-1）。

以上のように、ウンシュウミカンを寄主とするカイガラムシ類の群集においては、捕食・寄生の作用の強さが各構成種の密度レベル、個体数順位を決定していると結論することができ、そうした意味では、群集構造の決定における捕食の重要性があらためて示されたと言える。

しかし、同時に、捕食作用を解析するだけでは説明することのできない個体群動態、群集構造の特性も存在した。第1に、密度の低い移動性のカイガラムシには捕食・寄生作用が強くはたらいっているにもかかわらず、これらの個体群密度は比較的安定しており（ある程度の変動幅はもつ）、株を単位とする分布域は1987年以降ほとんど変化しなかった。これらの個体群は、捕食を阻害する何らかの要因によって絶滅あるいは極度の密度低下を免れていると考えなければならない。群集内の個体数順位は捕食作用（の強弱）で説明されるが、少数種が安定して存在する機構、言い換えるならば、群集の多様性を維持する機構は捕食・寄生以外の要因に求めなければならない。第2に、個体群を制御するような捕食・寄生作用が2種の固着性カイガラムシ、ルビーロウムシとツノロウムシにははたらいっていないにもかかわらず、この2種の個体群は、ヤノネカイガラムシで見られたような個体群の指数的な成長は生じなかった。個体群の指数的な成長を抑止ししている要因としては、捕食・寄生以外の要因を考えなければならない。第3に、ルビーロウムシとツノロウムシの個体数順位が長期的に逆転している現象がある。12年間の前半はツノロウムシの個体数がルビーロウムシの個体数を大きく上まわっていたが、前者の個体群が振動を繰り返しながら密度を徐々に下げる一方後者の個体群は徐々に増加し、後半には個体数順位が逆転してしまった。2種の個体群にかかる捕食圧は比較的弱く、また、この期間に2種の捕食者群集に大きな変化は認められなかった。したがって、個体数順位の逆転を捕食・寄生作用の変化に連動させて考えることはできない。

少数種の個体群を安定して存続させ、群集の多様性を維持する機構として、本研究

では、カイガラムシとアリとの共生関係が重要な役割を果たしていることを明らかにした。密度の低い移動性カイガラムシの4種のうち3種は、アリが採餌しやすい形で甘露を排出することによってアリをカイガラムシ個体あるいは集団に誘引して随伴させており、その随伴アリは天敵からそれらのカイガラムシを防御していた。そうした強いアリとの相利共生的関係が、密度の低いカイガラムシ個体群に対する捕食・寄生作用を緩衝して、それらの個体群の絶滅、極端な密度低下を妨げていると考えられた。これまでに、捕食・寄生による餌の食い尽くしとそれに伴う捕食・寄生者と餌種の両者の不安定な個体群変動を防ぐ機構として、空間構造の異質性 (Huffaker, 1958; Atkinson & Shorrocks, 1981; May, 1989; Hare, 1990)、餌種の減少にともなう捕食・寄生者の発見効率の低下や餌種の切り替え (Lawton et al., 1974; Murdoch & Oaten, 1975; Murdoch et al., 1984, 1985) などが知られている。しかし、本研究で対象としたカイガラムシ群集においては、こうした要因は、多少の効果を与えている可能性は否定できないにせよ、低密度種の個体群の安定化にとっては、アリとの共生関係にくらべてはるかに小さい意義しかもっていないものと思われる。なぜなら、天敵やアリを除去した野外飼育実験における対照区の結果に示されるように、低密度種では、もともと密度の低い株に少数の個体を導入した場合でも、アリの随伴が無ければ、ほとんどの導入個体群は捕食作用により絶滅してしまうからである。

半翅目を中心とする甘露を排出する植食性昆虫とアリとの相利共生的関係についてのこれまでの研究は、ほとんどが記述的なものにとどまっており、共進化の起源を解明するという観点から、その利益と損失の定量化に多くの研究者の関心は集まっている。しかし、植食性昆虫の個体群動態、群集構造の決定におけるアリとの相利共生の意義を検討した研究は、いくつかの予備的な研究例をのぞいて (Boucher et al., 1982; Addicott, 1986参照)、これまでほとんど例をみない。本研究においても、低密度カイガラムシ種の個体群動態に関する情報がやや粗い面があり、個体群動態の特性とアリとの共生関係のあり方の関連性を十分に検討したとはいいきれないが、カイガラムシに随伴するアリの防御行動とアリ除去時のカイガラムシの極端な生存率低下は、甘露を生産する植食性昆虫の個体群動態にはたすアリの役割の重要性を強く示唆してい

る。同時に、群集の多様性を維持するひとつの機構として、アリと植食性昆虫の共生的関係は今後さらに重視しなければならないことが示された。

固着性カイガラムシであるルビーロウムシとツノロウムシの各個体群は、寄主植物の異質性によって制御されていると考えられた。これらの2種の生息場所として好適な部位は寄主植物のごく一部に限られ、パッチ状に分布している。しかし、2種の個体はこうした異質性に十分対応できず、狭い範囲の部位を集中して利用するため、全体的な資源（好適な部位）量に比して低い密度で、局所的に強い種内競争がはたらき個体群の増殖が抑制される。また、固着生活という生活形態をとるため移動能力に大きな制約があり、密度に依存した死亡率の上昇を回避することができない。死亡要因の解析から、局所的な密度の増加にともなう死亡率の極端な上昇は、寄主植物の「質の低下」によるものと推定された。吸汁によって、おそらく、植物組織の栄養状態の低下、植物組織の防御反応レベルの上昇の、いずれかもしくは両方が「質の低下」の至近的な原因になっていると考えられる。

近年、植食性昆虫の食性の進化の原動力として、寄主植物の異質性をめぐる植食性昆虫と寄主植物の相互関係のあり方の重要性が強調され、従来からの捕食の役割に対する過大評価が見直されつつある（Rhoades, 1985; Schultz, 1988; Hunter et al., 1992; ）。個体群の制御機構、群集の構造決定機構においても、寄主植物との間の動的な相互関係が果たす役割の重要性（Schultz, 1984, 1992; Hunter, 1992; Price, 1992）やそれが捕食作用に及ぼす間接効果（Price et al., 1980; Barbosa et al., 1991; Price, 1992）などが注目されてきた。本研究のカイガラムシ群集で示したように、同じ資源を利用する生活形態の類似した植食性昆虫の間でも捕食の作用は一様でなく、寄主植物との相互関係と捕食・寄生作用のいずれが相対的に重要になっているかは、種固有の特性や捕食者群集の構成や寄主植物の異質性のあり方などの生態的環境に大きく左右される。固着性カイガラムシにかかる捕食圧がきわめて小さいために寄主植物との相互関係の重要性が顕著に認められたわけだが、寄主植物との相互関係のあり方が、一般的に、どの程度構成種の個体群動態や群集構造に影響をあたえているかという問題は依然未解決である。そのためには、より多くの植食性昆虫群集において、寄主植物の異質性を考慮し



て、その構造決定機構を解析していかななくてはならない。また、強い捕食圧を受けている低密度の移動性カイガラムシにおいても、寄主植物との相互関係のあり方が直接あるいは間接的に個体群動態に重大な影響を与えている可能性はまったく検討されておらず、捕食作用との関係性は今後解明すべき問題である。

ルビーロウムシとツノロウムシでみられたような、ある種の植食性昆虫が寄主植物にあたる食害の影響は、同じ寄主植物を介して、その寄主植物と他の植食性昆虫との相互関係に影響を与えることが考えられる (Hunter, 1992)。本研究では、ルビーロウムシとツノロウムシの間にそのような寄主植物を介した非対称な種間競争がはたっており、それによって密度の高い2種の個体数順位の逆転が生じていることを明らかにした。野外において種間競争を実証しようとした多くの研究の結果から植食性昆虫における種間競争の重要性は小さいと考えられてきた。これらの研究の多くは資源利用の重複が比較的大きい種間で短期的になされたものであったが、本研究の結果は、時間的空間的にすみ分けている複数種間でも寄主植物を介して種間競争が長期的にはたらく可能性を示しており、これまで相互作用を想定されてこなかった種間の競争を再検討する必要を示唆している。

現実の生物群集の解析における競争・平衡モデルの限界が非平衡群集モデルを喚起し、その後の群集研究において後者の見方が、現実の群集の理解、動態予測においては有力であることが徐々に示されてきている。植食性昆虫においては、種間競争の役割の相対的重要性の低さが主張され (Hairston et al., 1960にはじまる)、捕食の役割が特に重視された後、近年、寄主植物との相互関係が注目されるに至り (Denno & McClure, 1983; Futuyma, 1983; Ehlich & Murphy, 1988)、いずれの要因が重要であるかという議論が繰り返しおこなわれてきた (Sih et al., 1985; Bernays & Graham, 1988; Courtney, 1988; Janzen, 1988; Jermy, 1988; Karban, 1989)。そうした議論のなかから、やはり植食性昆虫においても、多種多様な要因が、生物学的あるいは物理的環境に応じてその重要性を動的に変化させながら、群集構造の決定に関与しているという非平衡論的な見方が支配的になりつつある (Price, 1984; Begon et al., 1986; Diamond & Case, 1986)。特に、寄主植物の相互関係が捕食作用のあり方、食う・食われる関係におよ

ばす影響（Price et al., 1980; Price, 1992）や、寄主植物を介した種間競争（Brown & Davidson, 1975; Hunter, 1982）、捕食者間の種間競争が植食性昆虫にあたえる影響（Schoener & Spiller, 1987; Spiller & Schoener, 1988）、共生的関係が捕食、寄主植物利用に及ぼす効果（Addicott, 1986; Buckley, 1987）など複数の相互関係間の間接効果を扱う場合、単一の要因の優越性を想定するよりも、非平衡論的な多元的、多面的、動的な群集の捉え方が必要となるはずである。同じ寄主植物を利用するきわめて生活形態の類似したカイガラムシによって構成される群集においても、捕食、アリとの共生、寄主植物との相互作用、それを介した種間競争など生物種間の多様な相互関係が、構成種の個体群動態にはたらいで群集構造を決定していることが示された。これらの要因のなかでいずれが重要であるかは、以上に述べてきたように、群集構造のどの側面に着目するかによって異なっていた。こうしたことは、現実の生物群集の構造の多面的な特性の成立過程の解明や群集の動態予測のためには、間接効果を含む多種多様な要因・過程を包括的に扱うことが必要であることを強く示唆している。

柑橘栽培においても、総合防除的な害虫管理（IPM）の必要性がますます増大してきている。柑橘の総合防除においては、ヤノネカイガラムシをはじめとするカイガラムシ類の個体群制御が重要な問題となる。農薬を使用しない柑橘園においておこなった本研究では、ヤノネカイガラムシに対する導入天敵のすぐれた効果とともに、寄主植物の個体内異質性がカイガラムシ類の個体群、群集に大きな影響を与えていること、複数のカイガラムシ種間で寄主植物を介した種間競争が強く作用していること、多様な捕食者・寄生者による強い捕食圧が多くのカイガラムシ種の密度を低く抑え害虫化を防いでいること、アリとカイガラムシの間の共生的関係がカイガラムシの捕食者群集の安定した存続に大きく貢献していることなどが明らかになった。こうした事実は、害虫種以外の生物を含めた、多様な種間関係の機能、特性に対する理解が、総合防除の実施にあたっては非常に重要であることを示している。このような群集生態学的アプローチによる野外研究の進展は、広く柑橘栽培以外の農業や自然環境保護における生態系管理という場面においても多くの有益な情報をもたらすものと思われる。

## 要約

植食性昆虫の群集構造を決定する要因として、従来より、捕食、種間競争、寄主植物との相互作用などが重視され、それぞれが個別に検討されてきたが、一つの植食性昆虫群集において、そうした要因のはたらきを包括的に検討した研究はほとんどない。また、従来の群集解析においては、群集全体にみられるパターンから群集に作用する生態学的な過程、機構を類推することが多く、構成種各々の個体群過程や群集内の多様な種間相互作用が見落とされることが多かった。他方、個体群研究においては、少数種の個体群動態の予測、決定様式の解明をおもな目的としており、群集構造の特性と個体群過程の特性の関連が議論されることはほとんどなかった。

本研究では、ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ7種を対象として、和歌山県海草郡下津町の省農薬ミカン園において、それらの個体群過程とそれに関与する要因、特に種間関係を詳細に解析し、それらによって形成される群集の構造特性を決定する機構の解明を試みた。得られた主な結論は以下の通りである。

1. 1980年から1991年までの12年間のカイガラムシ7種の個体密度順位は比較的安定しており、ほぼ全期間を通して、固着性カイガラムシ3種の密度は移動性カイガラムシ4種の密度よりも高かった。固着性3種のうち、ルビーロウムシ個体群は緩やかに成長し続けたが、ツノロウムシ個体群は1982年と1987年をピークとする密度の増減を繰り返した後、長期的には減少傾向をしめした。ヤノネカイガラムシは人為的な防除手段あるいは導入天敵による防除をおこなわないかぎり個体群の成長は抑えられなかった。移動性4種は、12年間を通してきわめて低い密度で推移した。

2. ルビーロウムシは0歳枝、ツノロウムシは1・2歳枝を定着・吸汁場所として利用していたが、他の5種のカイガラムシはおもに葉を生息場所としていた。葉を利用していた5種のカイガラムシのうちヤノネカイガラムシ以外は密度が低く、空間分布における他種との排他性や重複性は認められなかった。株を単位とする空間分布をみると、ヤノネカイガラムシとルビーロウムシの種間では分布の重なりが大きく、ル

ビーロウムシとツノロウムシ間では分布の排他傾向が強かった。いずれのカイガラムシもある程度密集した集団を形成する傾向が認められた。 $m - m^*$  回帰分析により、ヤノネカイガラムシ、ルビーロウムシ、ツノロウムシは1株、4株、9株、16株を単位とする区画サイズにおいてコロニーを単位とした集中分布をしめすことが明らかになった。

3. 網かけによって天敵を除去した条件での野外飼育により、群集内の個体数順位は、捕食・寄生作用の強さで決定されることが明らかになった。すなわち、個体密度の低い移動性カイガラムシ4種の個体群には強い捕食・寄生圧がはたらいており、その成長が強く制限されていた。一方、ヤノネカイガラムシに対する導入寄生蜂のはたらかを除いて、固着性カイガラムシ3種にはたらく捕食・寄生圧は弱く、密度依存性も認められなかった。

4. ヤノネカイガラムシ以外の6種のカイガラムシが排泄する甘露を4種のアリが採餌していた。特に移動性カイガラムシの3種の集団にはしばしばアリが随伴しており、こうしたアリはこれらのカイガラムシに対する天敵の攻撃を妨害していた。個体密度の低い移動性カイガラムシの個体群は、このようなアリ・カイガラムシ間の相利共生的関係によって捕食圧が緩和されることにより、極端な密度変化や絶滅をまねがれていることが示唆された。

5. 寄主植物内の定着場所の部位選好性と部位間の好適度の関係および死亡要因の解析から、固着生活を送るルビーロウムシとツノロウムシにおいては、定着部位の植物組織の質が生存・繁殖を強く規定していることが明らかになった。この2種においては定着密度がある閾値以上になると死亡率が急激に増加するが、分散時間がきわめて短時間に限られる上に定着場所として好適な寄主植物の部位がパッチ状に分散しているため、しばしば定着が狭い範囲に集中して局所的な絶滅が生じていた。これらのことから、2種の個体群は寄主植物の異質性に強く制御されていることが示唆された。

6. ルビーロウムシとツノロウムシの密度を操作した野外飼育によって、ツノロウ

ムシが定着・吸汁場所として利用する1・2歳枝を、ルビーロウムシが前年（0歳枝のとき）に定着・吸汁場所として先に利用すると、ツノロウムシの生存率が著しく低下することが明らかになった。これはルビーロウムシの吸汁によって植物組織の質が低下することによるものと思われた。ルビーロウムシは毎年更新される0歳枝を利用するためツノロウムシの吸汁の影響はほとんど受けないこともしめされた。このような2種間の非対称な種間競争が、ルビーロウムシからツノロウムシへの置換現象、すなわち長期的なルビーロウムシの増加とツノロウムシの減少をもたらしていることが示唆された。

7. ウンシュウミカンを寄主植物とするカイガラムシ類の個体群過程には、捕食、アリとの共生的関係、寄主植物との相互作用、寄主植物を介した非対称な種間関係など様々な要因、種間関係が作用しており、各々の個体群から構成される群集の構造特性は単一の卓越した要因ではなくそうした多数の要因に特徴づけられていることが明らかになった。

## 謝 辞

本研究の遂行に際し、また本論文を完成するに際し、終始貴重な御教示、御批判とあたたかい励ましをいただいた京都大学生態学研究センターの井上民二教授に心から感謝の意を表したい。また、本研究に対して貴重な御助言とあたたかい励ましをいただいた京都大学農学部昆虫学研究室の久野英二教授に深い感謝の意を表したい。京都大学農学部植物病理学研究室の石田紀郎助教授には、本研究の遂行にあたり、多大な御支援をいただいた。ここに深く感謝の意を表したい。和歌山県海草郡下津町大窪の松本武、仲田芳樹の両氏には、調査地を提供していただくとともに、野外調査の実施に際して数多くの御支援をいただいた。心から御礼を申し上げる。

金沢大学理学部の大串龍一教授には、本研究に対して、数々の貴重な御助言をいただいた。長崎県果樹試験場の大久保宣雄博士には、ヤノネカイガラムシの導入天敵を提供していただくとともに、本研究に対して貴重な御助言をいただいた。京都大学生態学研究センターの安部啄哉教授には、アリ類の同定をしていただいた。北海道大学低温科学研究所の大串隆之助教授には、植食性昆虫をめぐる諸問題について有益な御助言をいただいた。京都大学農学部の西村和雄博士には、寄主植物の内部生理や土壌の問題について有益な御助言をいただいた。これらの方々に深く感謝致したい。

有益な討論と御指導をいただいた京都大学農学部昆虫学研究室の高藤晃雄助教授、大崎直太博士、西田隆義博士に厚く御礼を申し上げる。同研究室の森下純安氏には野外調査のスケッチを描いていただいた。同研究室の他の方々からも、本研究に関して、日頃より様々な御助言、御助力をいただいた。深く感謝致したい。

野外調査においては、浅井元朗氏（京都大学農学部）、酒井章子氏（京都大学理学部）をはじめとする京都大学農薬ゼミの皆様には様々な面でお世話になった。特に、渡辺浩平氏（京都大学文学部）、松本崇氏（京都大学農学部）には、野外調査、データ入力の際に多大な御助力をいただいた。そのほか、一人一人名前は上げないが、ここに厚く御礼を申し上げたい。

最後に、研究者としての道を歩むことを理解し物心両面にわたって援助を惜しまなかった両親靖之助・征子、義父母三笠 薫・悦子と、研究生活を暖かく見守り精神的にも経済的にも大きな支えとなってくれた妻牧子に心から感謝する。

## 引用文献

(\* 間接的に引用した文献を示す)

- Abe, Y. (1992) The advantage of attending ants and gall aggregation for the gall wasp *Andricus symbioticus* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oecologia* 89: 166-167.
- Addicott, J. F. (1979) A multispecies aphid-ant association: density, dependence and specific effects. *Can. J. Zool.* 57: 558-569.
- Addicott, J. F. (1986) On the population consequences of mutualism. 425-436. In D. Jared and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, Cambridge.
- Aide, T. M. and J. K. Zimmerman (1990) Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* 71: 1412-1421.
- Alstad, D. N. and G. F. Edmunds, Jr. (1983) Adaptation, host specificity, and gene flow in the black pineleaf scale. 413-426. In R. F. Denno and M. S. McClure (eds.) *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch (1954) *The Distribution and Abundance of Animals*. Univ. of Chicago Press, Chicago. \*
- Atkinson, W. D. and B. Shorrocks (1981) Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.
- Barbosa, P. and J. C. Schultz (eds.) (1987) *Insect Outbreaks*. Academic Press, San Diego.
- Barbosa, P., P. Gross and J. Kemper (1991) Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology* 72: 1567-1575.
- Beardsley, J. W. Jr and R. H. Gonzalez (1975) The biology and ecology of armored scales. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 47-73.
- Begon, M. and M. Mortimer (1981) *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend (1986) *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Bernays, E. and M. Graham (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Berryman, A. A. (ed.) (1988) *Dynamics of forest insect populations. Patterns, Causes, Implications*. Plenum Press, New York.
- Boucher, D. H., S. James and K. H. Keeler (1982) The ecology of mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 315-347.
- Bristow, C. M. (1984) Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York Ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Brown, J. H. and D. W. Davidson (1977) Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196: 880-882.
- Brown, J. H. and E. J. Heske (1990) Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- Brown, J. H., O. J. Reichman and D. W. Davidson (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 54: 201-227.
- Brown, J. H., O. J. Reichman and D. W. Davidson (1986) Experimental community ecology: The desert granivore system. 41-61. In J. Diamond and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row Publishers, New York.
- Bryant, J. P., J. Tahvanainen, M. Sulkioja, R. Julkunen-Titto and P. Reichardt (1989) Biogeographic evidence for the evolution of chemical defense by boreal birch and willow against mammalian browsing. *Am. Nat.* 134: 20-34.
- Buckley, R. C. (1987) Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Caltagirone, L. E. and R. L. Doutt (1989) The history of the *Vedalia* beetle importation to California and its impact on the development of biological control. *Ann. Rev. Entomol.* 34: 1-16.
- Carroll, C. R. and C. A. Hoffman (1980) Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science* 209: 414-



- Caswell, H. (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.* 46: 327-354.
- Caswell, H. (1978) Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *Am. Nat.* 112: 127-154.
- Chesson, P. L. and T. J. Case (1986) Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. 229-239. In J. Diamond and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, Cambridge.
- Chesson, P. L. and W. W. Murdoch (1986) Aggregation of risk: Relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127: 696-715.
- Churchill, G. B., H. H. John, D. P. Duncan and A. C. Hodson (1964) Longterm effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology* 45: 630-633.
- Clark, L. R. (1964) The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Aust. J. Zool.* 12: 362-380. Churchill, G. B., H. H. John, D. P. Duncan and A. C. Hodson (1964) Longterm effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology* 45: 630-633.
- Cody, M. L. (1968) On the methods of resource division in grassland bird communities. *Am. Nat.* 102: 107-148.
- Cody, M. L. and J. M. Diamond (eds.) (1975) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- Coley, P. D., J. P. Bryant and I. Chapin F. S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J. H. (1979) Tropical rainforests and coral reefs as open non-equilibrium systems. 141-163. In Connell, J. H. (eds.) *Population Dynamics*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Connell, J. H. (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition

- past. *Oikos* 35: 131-138.
- Connell, J. H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Connell, J. H. and W. P. Sousa (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121: 789-824.
- Courtney, S. (1988) If it's not coevolution, it must be predation? *Ecology* 69: 910-911.
- Crawley, M. J. (1983) *Herbivory*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Davidson, D. W. (1978) Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *Am. Nat.* 112: 523-532.
- DeBach, P. and D. Rosen (1991) *Biological Control by Natural Enemies*. (2nd Edition) Cambridge University Press, Cambridge.
- Denno, R. F. and M. S. McClure (eds.) (1983) *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.
- Dempster, J. P. and K. H. Lakhani (1979) A population model for cinnabar moth and its food plant, ragwort. *J. Anim. Ecol.* 48: 143-164.
- den Boer, P. J. (1987) Detecting density dependence. *Trends Ecol. Evol.* 2: 77-78.
- Diamond, J. M. (1975) Assembly of species communities. 342-444. In Cody, M. L. and Diamond, J. M. (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- Diamond, J. and T. J. Case (eds.) (1986) *Community Ecology* Harper & Row, Publishers, New York.
- Diamond, J. M. and M. E. Gilpin (1982) Examination of the null model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 64-74.
- Doutt, R. L. (1964) The historical development of biological control. 21-42. In P. DeBach (ed.) *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman & Hall, London.
- Ehlich, P. R. and L. C. Birch (1967) The 'balance of nature' and 'population control'. *Am. Nat.* 101: 97-107.

- Ehrlich, P. R. and D. D. Murphy (1988) Plant chemistry and host range in insect herbivores. *Ecology* 69: 908-909.
- Ehlich, P. R. and P. H. Raven (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 8: 586-608.
- Elton, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Emmons, L. H. (1980) Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecological Monographs* 50: 31-54.
- Fenchel, T. (1975) Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 19-32.
- Feeny, P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Feeny, P. (1975) *Biochemical Coevolution between Plants and Their Insect Herbivores*. University of Texas Press, Austin, Texas, U.S.A.
- Feeny, P. P. (1976) Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 1-40.
- Free, C. A., J. R. Beddington and J. H. Lawton (1977) On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *J. Anim. Ecol.* 46: 543-554.
- Fretwell, S. D. and H. L. Lucas (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19: 16-36.
- Fritz, R. S. (1982) An ant-treehopper mutualism: effects of *Formica subsericea* on the survival of *Vanduzeeae arquata*. *Ecol. Entomol.* 7: 267-276.
- Fritz, R. S. (1983) Ant protection of a host plant's defoliator: consequences of an ant-membracid mutualism. *Ecology* 64: 789-797.
- Fritz, R. S. and P. W. Price (1988) Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies. *Ecology* 69: 845-856.
- Fritz, R. S., C. F. Sacchi and P. W. Price (1986) Competition versus host plant phenotype in species composition: willow sawflies. *Ecology* 67: 1608-1618.
- Futuyma, D. J. (1983) Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. 207-

231. In D. J. Futuyma and M. Slatkin (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Furuhashi, K. and M. Nishino (1983) Biological control of arrowhead scale, *Unaspis yanonensis*, by parasitic wasps introduced from the People's Republic of China. *Entomophaga* 28: 277-286.
- 古橋 嘉一・西野 操 (1984) ヤノネカイガラムシの導入天敵とその防除効果. 植物防疫 38: 258-262.
- Gause, G. F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore. (Reprinted 1964 by Hafner, New York)
- Gibson, C. W. D. (1980) Niche use patterns among some *Stenodemini* (Heteroptera: Miridae) of limestone grassland, and an investigation of the possibility of interspecific competition between *Notostira elongata* Geoffroy and *Megaloceraea recticornis* Geoffroy. *Oecologia* 47: 352-364.
- Gibson, C. and M. Visser (1982) Interspecific competition between two field populations of grass-feeding bugs. *Ecol. Entomol.* 7: 61-67.
- Gilpin, M. E. and J. M. Diamond (1982) Factors contributing to non-randomness in species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52: 75-84.
- Gilpin, M. E. and J. M. Diamond (1984) Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology? 297-315. In Gilpin, M. E. and J. M. Diamond (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, New Jersey.
- Grant, T. R. and I. Abbou (1980) Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. *Evolution* 34: 332-341.
- Hairston, N. G., F. E. Smith and L. B. Slobodkin (1960) Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 44: 421-425.
- Hare, J. D., D. S. Yu and R. F. Luck (1990) Variation in life history parameters of California red scale on different citrus cultivars. *Ecology*. 71: 1451-1460.
- Hartnett, D. C. and F. A. Bazzaz (1984) Leaf demography and plant-insect interactions:

- goldenrods and phloem-feeding aphids. *Am. Nat.* 124: 137-142.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, W. S. Silvertown and R. M. May (1983) Null models in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 189-211.
- Hassell, M. P. (1978) *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hassell, M. P. (1982) Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments. *Ecol. Entomol.* 7: 365-377.
- Hassell, M. P. (1985) Insect natural enemies as regulating factors. *J. Anim. Ecol.* 54: 323-334.
- Hassell, M. P. and R. M. May (1974) Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43: 567-594.
- Hassell, M. P., J. Latto and R. M. May (1989) Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *J. Anim. Ecol.* 58: 883-892.
- Hassell, M. P., J. H. Lawton and J. R. Beddington (1977) Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 46: 249-262.
- Haukioja, E. and N. P. (1979) Birch leaves as a resource for herbivores: seasonal occurrence of increased resistance in foliage after mechanical damage of adjacent leaves. *Oecologia* 39: 151-159.
- Hawkins, B. A. (1988) Species diversity in the third and fourth trophic levels: Patterns and mechanisms. *J. Anim. Ecol.* 57: 137-162.
- Hawkins, B. A., R. R. Askew and M. R. Shaw (1990) Influences of host feeding-niche and food plant type on generalist and specialist parasitoids. *Ecol. Entomol.* 15: 275-280.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson (1990) *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holling, C. S. (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385-398.
- Holling, C. S. (1965) The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Ent. Soc. Canada* 45: 43-60.

- Huffaker, C. B. (1958) Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Hunter, M. D. (1992) Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. 288-325. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds.) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.
- Hunter, M. D. and P. W. Price (1992) Natural variability in plants and animals. 1-12. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds.) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.
- Hunter, M. D., T. Ohgushi and P. W. Price (eds.) (1992) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.
- Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Hutchinson, G. E. (1959) Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. (1978) *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Inoue, T. and R. Ohgushi (1976) A simulation model of the arrowhead scale population on a citrus tree in relation to control programmes (I). *Res. Popul. Ecol.* 18: 89-104.
- Inoue, T. and R. Ohgushi (1977) A simulation model of the arrowhead scale population on a citrus tree in relation to control programmes (II): Dispersal of the scale and the amount of petroleum oil. *Res. Popul. Ecol.* 18: 302-318.
- Itioka, T. (1993) An analysis of interactive webs of scale insects, their host plants and natural enemies. In H. Kawanabe, J. E. Cohen and K. Iwasaki (eds.) *Mutualism and Community Organization*. Oxford University Press, Oxford, UK. (in press)
- 市岡 孝朗・井上 民二 (1989) 柑橘に寄生するカイガラムシに関する生態学的研究. I. 温州ミカンに寄生するカイガラムシ3種のグレイド法による密度推定. 応動昆. 33: 76-81.

- Itioka, T. and Inoue, T. (1991) Settling-site selection and survival of two scale insects, *Ceroplastes rubens* and *C. ceriferus*, on citrus trees. *Res. Popul. Ecol.* 33: 69-85.
- Itioka, T., Inoue, T. and Ishida, N. (1992) A ten-year study of population dynamics of citrus pests in the pesticide-reduced orchard. *Res. Popul. Ecol.* 34: 227-247.
- Ito, F. and S. Higashi (1991a) Variance of ant effects on the different life forms of moth caterpillars. *J. Anim. Ecol.* 60: 327-334.
- Ito, F. and S. Higashi (1991b) An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids. *J. Anim. Ecol.* 60: 463-470.
- Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res. Popul. Ecol.* 10: 1-20.
- 巖 俊一 (1969) 分布集中度の回帰分析法. 個体群生態学会会報. 16: 1-16.
- Iwao, S. (1972) Application of the  $m^*-m$  method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res. Popul. Ecol.* 14: 97-128.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18: 243-260.
- Iwao, S. and E. Kuno (1971) An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. 461-513. In G. P. Patil, E. C. Pielou and W. E. Waters (eds.) *Statistic Ecology I. Spatial Patterns and Statistical Distributions*. The Pennsylvania State University Press, University Park and London.
- Janzen, D. H. (1973) Host plants as islands. 2. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 107: 786-790.
- Janzen, D. H. (1988) On the broadening of insect-plant research. *Ecology* 69: 905-905.
- Jermyn, T. (1988) Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects? *Ecology* 69: 902-904.
- Kareiva, P. (1982) Exclusion experiments and the competitive release of insects feeding on collards. *Ecology* 63: 696-704.
- Kareiva, P. (1986) Patchiness, dispersal, and species interactions: consequences for

- communities of herbivorous insects. 192-206. In J. Diamond and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, New York.
- Karban, R. (1986) Interspecific competition between folivorous insects on *Erigeron glaucus*. *Ecology* 67: 1063-1072.
- Karban, R. (1987) Effects of clonal variation of the host plant, interspecific competition, and climate on the population size of a folivorous thrips. *Oecologia* 74: 298-303.
- Karban, R. (1989) Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: effects of competition, predation, and host plant. *Ecology* 70: 1028-1039.
- Karban, R. and J. H. Myers (1989) Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- Karban, R., R. Adamchak and W. C. Schnathorst (1987) Induced resistance and interspecific competition between spider mites and a vascular wilt fungus. *Science* 235: 678-680.
- Kennedy, J. S. and C. O. Booth (1951) Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. *Ann. Appl. Biol.* 38: 25-64.
- Kennedy, J. S., A. Ibbotson and C. O. Booth (1950) The distribution of aphid infestation in relation to leaf age. I. *Myzus persicae* (Sulz.) and *Aphis fabae* Scop. on spindle trees and sugar-beet plants. *Ann. Appl. Biol.* 37: 651-679.
- 加藤 勉 (1968) ヒメアカホシテントウの野外における捕食活動. *昆虫* 36: 29-38.
- 河合 省三 (1980) 日本原色カイガラムシ図鑑. 全国農村教育協会, 東京.
- Kearsley, M. J. C. and T. G. Whitham (1989) Developmental changes in resistance to herbivory: implications for individuals and populations. *Ecology* 70: 422-434.
- Krebs, J. R. and R. H. McCleery (1984) Optimization in behavioural ecology. 91-121. In J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kuno, E. and N. Hokyo (1970) Comparative analysis of the population dynamics of rice leafhoppers, *Nephotetix cincticeps* Uhler and *Nilaparvata lugens* Stal, with special



- reference to natural regulation of their numbers. *Res. Popul. Ecol.* 12: 154-184.
- Lack, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lawton, J. H. (1986) The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. 265-287.  
In J. Waage and D. Greathead (eds.) *Insect Parasitoids*. Academic Press, San Diego.
- Lawton, J. H. and D. R. Strong Jr. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118: 317-338.
- Lawton, J. H., J. R. Beddington and R. Bonser (1974) Switching in invertebrate predators. 141-158. In M. B. Usher and M. H. Williamson (eds.) *Ecological Stability*. Chapman and Hall, London.
- Lindroth, R. L. (1991) Differential toxicity of plant allelochemicals to insects: roles of enzymatic detoxication systems. 1-33. In E. A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. 3 CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Lotka, A. J. (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore. \*
- Lubchenko, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112: 23-39.
- MacArthur, R. H. (1972) *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- MacArthur, R. H. and R. Levins (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- MacLulich, D. A. (1937) Fluctuations in the numbers of the varying hare (*Lepus americanus*). *Univ. Toront Stud. Biol. Ser.* 43: 1-136. \*
- Maschwitz, U. and H. Hänel (1985) The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 171-184.
- 松永良夫・西野操 (1971) マシン油乳剤の殺虫効果ならびに薬害に関する研究. 第1報  
オイルの性状とミカンハダニおよびヤノネカイガラムシの防除効果との関係. 静岡柑試報. 9: 133-141.
- 松下 友一・大串 龍一 (1958) ヤツア葉上におけるルビーロウムシとカメノコロウムシ

- のすみわけについて, 昆虫 26: 240-242.
- Mattson, W. J., J. Levieux and C. Bernard-Dagan (1988) *Mechanisms of Woody Plant Defenses Against Insects. Search for Pattern*. pp.418. Springer-Verlag, New York.
- May, R. M. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. 81-120. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- May, R. M. (ed.) (1981) *Theoretical Ecology*. 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May, R. M. (1989) Detecting density dependence in imaginary worlds. *Nature* 338: 16-17.
- McClure, M. S. (1980a) Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae). *Ecology* 61: 72-79.
- McClure, M. S. (1980b) Competition between exotic species: scale insects on hemlock. *Ecology* 61: 1391-1401.
- Menge, B. A. and J. P. Sutherland (1976) Species diversity gradient; synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110: 351-369.
- 宮ノ下 明大・河合 省三 (1992) カメノコロウムシの生存に及ぼす雌成虫の秋期移動とカオマダラクサカゲロウによる捕食の影響 — 網かけ処理によるモデル実験 —. 応動昆 36: 196-199.
- 森下 正明 (1939) 樹上に於ける数種蟻類の相互関係に就いて. 関西昆虫学会会報. 9: 22-42. (森下正明生態学論集 第一巻 (1979) 思索社, 東京、19-41頁 所収)
- Morisita, M. (1954) Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.)* 1: 187-197.
- Morrison, G. and D. R. Jr. Strong (1981) Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in a neotropical chrysomelid (*Cephaloleia consanguinea*). *Ecol. Entomol.* 6: 55-61.

- Moulton, M. P. and S. L. Pimm (1983) The introduced Hawaiian avifauna: biogeographic evidence for competition. *Am. Nat.* 121: 669-690.
- Murdoch, W. W. (1966) 'Community structure, population control, and competition' - a critique. *Am. Nat.* 100: 219-226.
- Murdoch, W. W. and A. Oaten (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131.
- Murdoch, W. W., J. D. Reeve, C. B. Huffaker and C. E. Kennett (1984) Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. *Am. Nat.* 123: 371-392.
- Murdoch, W. W., J. Chesson and P. L. Chesson (1985) Biological control in theory and practice. *Am. Nat.* 125: 344-366.
- Nicholson, A. J. (1957) The self adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 153-172. \*
- Nicholson, A. J. and V. A. Bailey (1935) The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 551-598. \*
- 日本蟻類研究会 (編) (1991) 日本産アリ類の検索と解説 (II) カタアリ亜科, ヤマアリ亜科. 日本蟻類研究会, 東京.
- 日本蟻類研究会 (編) (1992) 日本産アリ類の検索と解説 (III) フタフシアリ亜科, ムカシアリ亜科 (補追). 日本蟻類研究会, 東京.
- 西野 操 (1974) ヤノネカイガラムシの生態ならびに発生予察に関する研究. 静岡県柑橘試験場特別報告 2: 1-101.
- 西野 操・高木 一夫 (1981) 中国から導入したヤノネカイガラムシの寄生蜂. 植物防疫 35: 253-256.
- Ohgushi, R. (1958) Studies on the host selection by three species of *Anicetus* wasps (Encyrtidae) parasitic on *Ceroplastes* scales (Coccidae). *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, B.* 25: 31-38.
- 野原 啓吾 (1963) ヒメアカホシテントウの周年経過および捕食活動に関する研究. 九州大学農学部学芸雑誌 20: 29-32.

- 大串 龍一 (1968) ヤノネカイガラムシの冬期死亡率 (第2報). 応動昆 12: 222-224.
- 大串 龍一 (1969) 柑橘害虫の生態学. 農山漁村文化協会, 東京.
- 大串 龍一 (1986) ロウカイガラムシ類の地理的分布と生態. アンケート法による調査  
— II. 生息環境と寄主植物. 応動昆. 30: 147-149.
- 大串 龍一・西野 敏勝 (1975) ロウカイガラムシ類の個体群動態の比較. 1. 生存曲線と  
生命表. 金沢大学理学部植物園年報. 7/8: 1-21.
- 大串 龍一・西野 敏勝・蒲生 宣郷 (1977) マシン油乳剤の散布がヤノネカイガラムシ越  
冬個体群の増殖に及ぼす影響. 応動昆. 21: 15-22.
- Ohgushi, T. (1986) Population dynamics of an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*, in a seasonal environment. *J. Anim. Ecol.* 55: 861-879.
- Paine, R. T. (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R. T. (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
- Paine, R. T. and S. A. Levin (1981) Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51: 145-178.
- Pianka, E. R. (1973) The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Pianka, E. R. (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2141-2145.
- Pianka, E. R. (1975) Niche relations of desert lizard. 292-314. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White (eds.) (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Price, P. W. (1984) Alternative paradigms in community ecology. 353-383. In P. W. Price, C. N. Slobodchikoff and W. S. Gaud (eds.) *A New Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Price, P. W. (1992) Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics. 139-173. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds.) *Effects of*

*Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.

- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson and A. E. Weis (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Price, P. W., N. Cobb, T. P. Craig, W. G. Fernandes, J. K. Itami, S. Mopper and R. W. Preszler (1990) Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs: new approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. 1-38. In E. A. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Price, P. W., H. Roininen and J. Tahvanainen (1987) Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia* 73: 334-337.
- Pyke, G. H. (1982) Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. *Ecology* 63: 555-573.
- Raimer, N., J. W. Beardsley and G. Jahn (1990) Pest ants in the Hawaiian islands. 40-50. In R. K. VanderMeer, K. Jaffe and A. Cedeno (eds.) *Applied Myrmecology. A World Perspective*. Westview Press, Boulder.
- Rathcke, B. J. (1976) Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57: 76-87.
- Reyne, A. (1954) *Hippeococcus* a new genus of Pseudococcidae from Java with peculiar habitats. *Zoologische Mededelingen*. 32: 233-257.
- Rhoades, D. F. (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. 3-54. In G. A. Rosenthal and D. H. Janzen (eds.) *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York.
- Rhoades, D. F. (1985) Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.* 125: 205-238.
- Robbins, W. J. (1957) Physiological aspects of aging in plants. *American Journal of Botany*.

44: 289-294.

- Rossiter, M. (1992) The impact of resource variation on population quality in herbivorous insects: a critical aspect of population dynamics. 13-42. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds) *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California.
- Roughgarden, J. (1983) Competition and theory in community ecology. *Am. Nat.* **122**: 583-601.
- Ryan, C. A. and T. R. Green (1974) Proteinase inhibitors in natural plant protection. *Rec. Adv. Phytochem.* **8**: 123-140.
- Sale, P. F. (1979) Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia* **42**: 159-177.
- Sale, P. F. and W. A. Douglas (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* **65**: 409-422.
- SAS (1985) *SAS User's Guide: Statistics, Version 5 Edition*. SAS Institute, Cary, North Carolina, U.S.A.
- Schoener, T. W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**: 27-39.
- Schoener, T. W. (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* **122**: 240-285.
- Schoener, T. W. (1984) Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a worldwide survey. 254-281. In D. R. J. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Schoener, T. W. (1988) Leaf damage in island buttonwood, *Conocarpus erectus*: Correlations with pubescence, island area, isolation and the distribution of major carnivores. *Oikos* **53**: 253-266.
- Schoener, T. W. and D. A. Spiller (1987) High population persistence in a system with high turnover. *Nature* **330**: 474-477.
- Schultz, J. C. (1983) Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous

- trees. 61-90. In R. F. Denno and M. S. McClure (eds.) *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.
- Schultz, J. C. (1988) Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology* 69: 896-897.
- Schultz, J. C. and I. T. Baldwin (1982) Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science* 217: 149-151.
- Seifert, R. P. and F. H. Seifert (1976) A community matrix analysis of *Heliconia* insect communities. *Am. Nat.* 110: 461-483.
- Seifert, R. P. and F. H. Seifert (1979) A *Heliconia* insect community in a Venezuelan cloud forest. *Ecology* 60: 462-467.
- Shorrocks, B., J. Rosewell, K. Edwards and W. Atkinson (1984) Interspecific competition is not major organizing force in many insect communities. *Nature*. 310: 310-312.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, P. J. and K. Strohmeier (1985) Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Skinner, G. J. and J. B. Whittaker (1981) An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Fornica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *J. Anim. Ecol.* 50: 313-326.
- Slobodkin, L. B., F. E. Smith and N. G. Hairston (1967) Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *Am. Nat.* 101: 109-124.
- Smith, E. H. and G. W. Pearce (1948) The mode of action of petroleum oils as ovicides. *J. Econ. Entomol.* 41: 173-180.
- Solomon, M. E. (1949) The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.
- Solomon, M. E. (1964) Analysis of processes involved in the natural control of insects. *Advanced in Ecological Research* 2: 1-58.
- Southwood, T. R. E. and W. F. Jepson (1962) Studies on the populations of *Oscinella frit* L. (Dipt: Chloropidae) in the oat crop. *J. Anim. Ecol.* 31: 481-495.
- Southwood, T. R. E., M. P. Hassell, P. M. Reader and D. J. Rogers (1989) Population dynamics

- of the viburnum whitefly (*Aleurotrachelus jelinekii*). *J. Anim. Ecol.* 58: 921-942.
- Spiller, D. A. and T. W. Schoener (1988) An experimental study of the effect of lizards on web-spider communities. *Ecol. Monogr.* 58: 51-77.
- Stiling, P. (1988) Density-dependent processes and key factors in insect populations. *J. Anim. Ecol.* 57: 581-594.
- Strong, D. R. Jr. (1982) Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities. *Ecology* 63: 1039-1049.
- Strong, D. R. Jr. (1983) Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. *Am. Nat.* 122: 630-660.
- Strong, D. R. Jr. (1984a) Exercising the ghost of competition past: phytophagous insects. 28-41. In D. R. Jr. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Strong, D. R. Jr. (1984b) Density-vague ecology and liberal population regulation 313-327. In P. W. Price, C. N. Slobodchikoff and W. S. Gaud (eds.) *A New Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Strong, D. R. Jr. (1986) Density vagueness: abiding the variance in the demography of real populations. 257-268. In J. Diamond and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, Cambridge.
- Strong, D. R. Jr., J. H. Lawton and T. R. E. Southwood (1984) *Insects on Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Strong, D. R. J., L. A. Szyska and D. S. Simberloff (1979) Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33: 897-913.
- Tachikawa, T. (1955) Some notes on the Japanese species of the genus *Anicetus* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae). *Jpn. J. Appl. Zool.* 20: 76-79.
- Tachikawa, T. (1958) On the Japanese species of the genus *Anicetus* parasitic on the wax scales of the genus *Ceroplastes*. *Mushi* 32: 77-82.
- Takada, H. and Y. Hashimoto (1985) Association of the root aphid parasitoids *Aclitus*



- sappaphis* and *Paralipsis eikoe* (Hymenoptera, Aphidiidae) with the aphid-attending ants *Pheidole fervida* and *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae). *Kontyû*. 53: 150-160.
- 高木 一夫・氏家 武 (1986) ヤノネカイガラムシ (*Unaspis yanonensis* (KUWANA)) に対する導入寄生蜂ヤノネキイロコバチ (*Aphytis yanonensis* DEBACH et ROSEN) とヤノネツヤコバチ (*Coccobius fulvus* (COMPERE et ANNECKE)) の防除効果. 果樹試報 D8: 53-64.
- Takagi, M. (1991) Host stage selection in *Aphytis yanonensis* DeBach et Rosen and *Coccobius fulvus* (Compere et Annecke) (Hymenoptera: Aphelinidae), introduced parasitoids of *Unaspis yanonensis* (Kuwana) (Homoptera: Diaspididae). *Appl. Ent. Zool.* 26: 505-513.
- Takagi, M. and T. Ogata (1990) Reproductive potential of *Aphytis yanonensis* DeBach et Rosen and *Coccobius fulvus* (Compere et Annecke) (Hymenoptera: Aphelinidae), Parasitoids of *Unaspis yanonensis* (Kuwana) (Homoptera: Diaspididae). *Appl. Ent. Zool.* 25: 407-408.
- Takeda, S., K. Kinomura and H. Sakurai (1982) Effects of ant attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid. *Appl. Entomol. Zool.* 17: 133-135.
- 田中 学 (1966) カンキツ園における天敵利用に関する基礎的研究. 園試報告 D 4: 1-42.
- Varley, G. C. and G. R. Gradwell (1960) Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29: 399-401.
- Volterra, V. (1926) *Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together*. (Reprinted in 1931. In (ed.) R.N. Chapman, Animal Ecology. McGraw-Hill, New York.) \*
- Voûte, A. D. (1946) Regulation of the density of insect-populations in virgin forests and cultivated woods. *Arch. neerl. Zool.* 7: 435-470. \*
- Waage, J. and D. Greathead (eds.) (1986) *Insect Parasitoids* Academic Press, San Diego.
- Wainhouse, D., I. M. Gate and D. Lonsdale (1988) Beech resistance to the beech scale: a variety of defenses. 277-293. In W. J. Mattson, J. Levieux and C. Bernard-Dagan (eds.) *Mechanisms of Woody Plant Defenses Against Insects. Serch for Patterns*. Springer-

Verlag, New York.

- Wallner, W. E. and G. S. Walton (1979) Host defoliation: a possible determinant of gypsy moth population quality. *Ann. ent. Soc. Am.* 72: 62-67.
- Ward, S. A. (1987) Optimal habitat selection in time-limited dispersers. *Am. Nat.* 129: 568-579.
- Washburn, J. O. and H. V. Cornell (1981) Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology* 62: 1597-1607.
- Way, M. J. (1963) Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. Rev. Ent.* 8: 307-344.
- Whitham, T. G. (1978) Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition. *Ecology* 59: 1164-1176.
- Whitham, T. G. (1983) Host manipulation of parasites: within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. 15-41. In R. F. Denno and M. S. McClure (eds.) *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York.
- Whitham, T. G., A. G. Williams and A. M. Robinson (1984) The variation principle: individual plants as temporal and spatial mosaics of resistance to rapidly evolving pests. 16-51. In P. W. Price, C. N. Slobodchikoff and W. S. Gaud (eds.) *A New Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Wiens, J. A. (1977) On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.
- Wiens, J. A. (1984) On understanding a non-equilibrium world; myth and reality in community patterns and processes. 439-457. In D. R. Jr. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle (eds.) *Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Wiens, J. A., J. F. Addicott, T. J. Case and D. Jared (1986) Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. 145-153. In J. Diamond and T. J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, Cambridge.
- Wood, T. K. (1982) Ant-attended nymphal aggregations in the *Enchenopa binotata* complex (Homoptera: Membracidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 75: 649-653.
- Woodhead, S. (1981) Environmental and biotic factors affecting the phenolic content of

different cultivars of *Sorghum bicolor*. *J. Chem. Ecol.* 7: 1035-1047.

安松 京三 (1953) 本邦各地に放飼されたルビーアカヤドリコバチの活動状況に関する調査. 九州大学農学部学芸雑誌 14: 17-26.

安松 京三 (1955) カイガラムシ類匍匐幼虫の風力による飛散実験. 九州大学農学部学芸雑誌 16: 203-219.

Zagory, D. and W. Libby (1985) Maturation-related resistance of *Pinus radiata* (D. Don.) to western gall rust. *Phytopathology*. 75: 1443-1447.